ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XVII ВЫП. FASC. 2

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
НКЗ СССР · БИОМЕДГИЗ · МОСКВА · 1938

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

ТОМ XVII
ВЫПУСК 2

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

НКЗДРАВ СССР. ГОСУДАРСТВЕННОЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ И МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА—1938

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

СОВЕТСКАЯ ИХТИОЛОГИЯ ЗА ДВАДЦАТЬ ЛЕТ

Г. В. Никольский

Из зоологического музея Московского университета

Приступая к обзору ихтиологических исследований за двадцать лет, протекших со времени Великой Октябрьской социалистической революции, необходимо прежде всего остановиться на тех условиях, в которых развивалась ихтиология в царской России и развивается в СССР. Изменились не только масштабы, но и сам характер работы как в области теоретической, так и прикладной ихтиологии. Мощным толчком к развитию ихтиологии в СССР было коренное изменение положения с подготовкой кадров. Если раньше курс ихтиологии читался только в одном высшем учебном заведении, то сейчас ихтиология читается в девяти университетах и, кроме того, имеются два специальных высших учебных заведения, готовящих инженеров для социалистической рыбной промышленности.

Чрезвычайно расширена и сеть исследовательских учреждений, работающих над изучением биологии рыб и рядом других вопросов рыбного хозяйства. Так, до 1917 г. в России имелось всего две морских рыбохозяйственных станции (в Астрахани и Баку), сейчас же в СССР только в системе «Главрыбы» работает свыше 30 исследовательских институтов и станций. Значительно возросло и вооружение исследовательских учреждений техникой. Так, например, в царской России для рыбохозяйственных исследований использовалось в последние годы перед войной 6—7 судов, сейчас же только Институт рыбного хозяйства и океанографии располагает большим флотом, многие суда которого специально построены для гидрологических и ихтиологических исследований. Если к этому количеству судов прибавить еще суда биологических станций Академии наук СССР и Арктического института, то общее количество судов, занятых ихтиологическими исследованиями, будет еще больше.

Существенным стимулом к развитию ихтиологии, как и других сторон жизни в нашей стране, после Октябрьской революции явились возможность плановости в деле организации ихтиологических исследований и направление внимания на более отстающие и менее исследованные области.

Резкое улучшение условий работы ихтиологов, естественно, вызвало значительный подъем исследовательских работ для разрешения как теоретических, так и практических вопросов ихтиологии. В результате к двадцатой годовщине Октябрьской революции советские ихтиологи подошли с значительными достижениями, по праву позволяющими советской ихтиологии занять одно из первых мест в мировой науке.

Остановимся теперь на развитии отдельных отраслей ихтиологии.

ФАУНИСТИКА И ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ФАУНЫ

Одним из основных направлений ихтиологии в дореволюционной России было изучение видового состава фауны рыб отдельных водоемов. Работами крупнейших русских ихтиологов второй полови-

ны прошлого и нашего столетия: (Кесслером, Варпаховским, Герценштейном и др.) были даны сводки по ихтиофауне основных наших бассейнов. К 1917 г. наименее изученными в видовом отношении были наши дальневосточные моря и воды Восточной Сибири, но даже и для Европейской части СССР видовой состав фауны рыб отнюдь не мог считаться достаточно изученным.

В первые годы после революции, когда еще на окраинах не всюду закончилась гражданская война, наблюдается интенсивный расцвет работы краеведческих обществ, многие из которых, наряду с другими вопросами, занимались и изучением ихтиофауны. Многие исследования дали весьма ценные материалы для познания ихтиофауны, главным образом центральной части СССР (работы Горбачева о рыбах Оки, Дрягина—Вятки, Воробьева—бывшей Смоленской губ., Гладкова—Свапы, Магницкого—бывшей Пензенской губ. и др.).

Наряду с этими исследованиями правительством было приступлено к организации более значительных исследований в наименее изученных промысловых районах. Так, с 1920 г. интенсивно начала работать северная научно-промысловая экспедиция, одним из отрядов которой, возглавляемым С. А. Зерновым и В. К. Солдатовым, было предпринято обследование ихтиофауны реки Печоры. С налаживанием хозяйственной жизни нашей страны ширился и масштаб исследований. В 1925 г. Якутской комиссией Академии наук СССР была организована большая экспедиция, в задачи которой входило изучение ихтиофауны пресных вод Сибири от Лены на западе до Колымы на востоке. Результаты, опубликование которых продолжалось ряд лет, дали весьма много новых данных. В частности, в Лене и Колыме были обнаружены представители дальневосточных лососевых и было описано несколько новых для науки видов. Таким образом, значительный пробел в наших знаниях по ихтиофауне Восточной Сибири был восполнен и изученность ихтиофауны пресных вод этого края была доведена до уровня изученности других районов.

В 1925 г. была открыта во Владивостоке Тихоокеанская научно-промысловая станция, в задачи которой входило и углубленное изучение гидрофауны Дальнего Востока. Работы Берга (Сунгари), Линдберга (рыбы побережья Японского моря), Дулькейта (Суйфун), Таранца (речки Приморья), Кагановского (Анадырь), Моисеева (Седанка) и ряд других заполнили пробел в изучении ихтиофауны тех районов, которые не были охвачены работами Якутской комиссии в Восточной Сибири и на советском Дальнем Востоке.

В 1930 г. издается составленный проф. Солдатовым и Линдбергом определитель рыб дальневосточных морей. В том же году Тихоокеанская станция превращается в Институт и значительно расширяет свою работу. Совместно с Государственным гидрографическим институтом организуются большие экспедиции для изучения Японского, Охотского и Берингова морей, которые в течение 1931—1934 гг. производят полевые работы. Собранный за это время огромный коллекционный материал позволил дать уже более или менее точный список рыб отдельных морей Дальнего Востока и подойти к выяснению генезиса отдельных элементов ихтиофауны.

В 1937 г. вышел в свет составленный Таранцом второй определитель рыб советского Дальнего Востока, существенно дополнивший уже сильно устаревший определитель Солдатова и Линдберга, изданный до исследований ТИНРО и ГГИ. Насколько увеличились наши знания видового состава рыб вод советского Дальнего Востока, указывает хотя бы то, что список видов, известных из дальневосточных вод в 1930 г., к 1937 г. увеличился более чем на сто видов.

Интенсивно развивается и изучение ихтиофауны Байкала, работы Крогиус (Сиги), Световидова (Хариусы, Cottocomephoridae), Талиева (Cottidae), Верещагина и др. значительно пополнили наши сведения как о видовом, так и о расовом составе ихтиофауны этого чрезвычайно интересного района.

Значительно подвинулось вперед и изучение ихтиофауны вод Западной Сибири. Сотрудники Красноярской рыбохозяйственной станции обследовали Чаны, Зайсан и другие водоемы и уточнили границы распространения ряда видов. Много новых сведений о распределении ихтиофауны в водоемах Западной Сибири собрано Тобольской рыбохозяйственной станцией. В последнее время Пермский биологический институт ведет исследования ихтиофауны бассейна верхнего течения реки Оби, уже давшие весьма ценные материалы. В частности, установлено нахождение ряда нагорноазиатских форм в бассейне Оби.

Изучение ихтиофауны Средней Азии за последние двадцать лет также сильно двинулось вперед. Организация в Ташкенте университета, в котором, наряду с другими кафедрами, была открыта и кафедра ихтиологии, много способствовало изучению местной ихтиофауны и уточнению ее видового состава. Также много содействовали познанию фауны рыб Средней Азии и работы Аральской рыбохозяйственной станции, открытой в 1929 г. в поселке Аральское море.

Проведенные станцией экспедиции на Аму-Дарью, Сыр-Дарью и Сары-Су значительно выяснили видовой состав рыб этих бассейнов. Много сделано в деле изучения ихтиофауны Средней Азии и Академией наук, экспедиции которой (Памирская, Киргизская и др.) дали много новых материалов по ихтиофауне советской Средней Азии. Особенно детально было обследовано озеро Иссык-Куль и река Чу.

Необходимо также отметить ряд экспедиций, проведенных Зоологическим музеем Московского университета (река Чу, город Бухара, река Или и др.), собравших много новых данных об ихтиофауне обследованных районов.

Также много способствовали увеличению наших знаний о среднеазиатской ихтиофауне работы паразитологических экспедиций, возглавляемых Е. Н. Павловским. Эти экспедиции, наряду со своей основной работой, обычно производили и сборы ихтиологического материала, который лег в основу ряда статей Л. С. Берга (о рыбах Зеравшана, Атрека и других районов). Необходимо также упомянуть об исследовании фауны рыб Зеравшана, проведенном Узбекским государственным университетом, и исследования рыб Закаспия, широко развернутые Туркменской зоологической станцией (Ашхабад) и давшие ряд весьма интересных результатов.

Представляет интерес также ряд работ по исследованию фауны рыб озер на Узбое, работ, представляющих большой интерес из-за важности этого района для понимания зоогеографии Арало-Каспия.

Много работ за последнее двадцатилетие посвящено рыбам Закавказья.

Тут в первую очередь следует упомянуть серию исследований А. Н. Державина, посвященных пресноводным рыбам южного побережья Каспия, рыбам Кара-су и ряда других рек.

Сильно продвинулось вперед и изучение состава фауны рыб Каспия. Работы Л. С. Берга (Gobiidae), К. А. Киселевича (сельди), Б. С. Ильина (сельди, Gobiidae) и ряда других исследователей значительно пополнили наши сведения о видовом составе Каспийской ихтиофауны. И, наконец, предпринятая Академией наук в 1934 г. экспедиция по обследованию Мертвого култука и Кайдака позволи-

ла выяснить видовой состав рыб этого мало изученного района Каспия, причем нахождение здесь особой солоноводной формы пузанка меняет несколько наше представление о ценности этого района для промысла.

Ихтиофауна рек бассейна Каспия также за последние двадцать лет являлась неоднократно объектом фаунистических исследований. Ряд работ, проделанных Пермским биологическим институтом по изучению ихтиофауны притоков Волги, уточнил ареалы распространения многих видов и дал ряд новых данных по их биологии.

Некоторые данные по рыбам левых притоков Волги собраны Татарской рыбохозяйственной станцией. Огромный материал по ихтиофауне Волги в ее среднем течении собран экспедицией института Рыбного хозяйства. Значительные работы проведены Ленинградским ихтиологическим институтом по инвентаризации фауны верховья Волги.

Фауна рыб бассейна Черного моря также интенсивно изучалась. Уже в 1923 г. к началу работ Азовско-черноморской научнопромысловой экспедиции Н. М. Книповичем был составлен определитель рыб Азовского и Черного морей, сильно облегчивший дальнейшие фаунистические исследования.

Значительное увеличение на Черном и Азовском морях сети рыбохозяйственных и биологических станций (с 3 в 1916 г. до 8 в 1937 г.), естественно, способствовало выяснению видового состава фауны рыб этих вод. Работами Книповича, Берга, Шмидта, Ильина, Световидова, Сластененко, Малятского и др. список видов рыб Черного и Азовского морей был значительно уточнен и увеличен как за счет новых для науки видов, так и за счет главным образом средиземноморских иммигрантов. Одновременно с изучением видового состава их тиофауны Черного моря в целом ряд исследователей занимался изучением распределения ихтиофауны на акватории этих морей и выяснением границ распространения отдельных видов. Здесь необходимо упомянуть сводные работы Н. М. Книповича, работы Ильина по бычкам, Малятского по сельди и ряд других, которые уточнили границы распространения отдельных видов.

В пресных водах бассейна Черного моря была проделана большая работа по изучению видового состава и распространения рыбного населения. В первую очередь здесь необходимо упомянуть работы проф. Белинга и его школы над изучением ихтиофауны бассейна Днепра, причем в этих работах, кроме установления общего списка, выясняется и распределение рыб по станциям обитания.

Фауна рыб речек Крыма изучена за последнее время Цеебом.

Что касается Кавказского побережья, то этот район изучен несколько слабее, чем северное побережье. Ихтиофауна верховьев Кубани освещена в работе А. Александрова, нашедшего здесь ряд новых для этого района видов.

Изучение состава ихтиофауны советской части бассейна Балтийского моря также значительно подвинулось вперед. Основные исследования проведены здесь Институтом озерного и речного рыбного хозяйства, который организовал ряд экспедиций как по обследованию Финского залива, так и пресных водоемов бассейна Балтики. Собранные значительные материалы позволили дать сводку по распределению рыбы в советской части Балтийского моря и выяснить состав ихтиофауны пресных вод бассейна.

Чрезвычайно широко развернулось изучение ихтиофауны вод советской Арктики. В результате обработки материалов, собранных Государственным океанографическим институтом, В. К. Солдатов опубликовал материалы по рыбам Карского моря. В 1926 г. Н. М. Книпович выпустил определитель рыб Баренцова, Белого и

Карского морей, являющийся и до настоящего времени основным пособием для лиц, занимающихся ихтиофауной вод Арктики. Последующие морские работы, проводившиеся главным образом Государственным океанографическим институтом и Арктическим институтом, дали богатейший материал по фауне Арктики в целом и Баренцова моря в частности. Континентальные воды Европейского и западной части Азиатского севера были также объектом углубленного ихтиологического изучения. Мурманская биологическая станция произвела обследование Имандры и некоторых других озер Кольского полуострова. Озера Карелии были обследованы институтом озерного рыбного хозяйства. Необходимо также отметить работу Пробатова о рыбах реки Кары, обнаружившего здесь, между прочим, лосося, известного ранее на восток лишь до Печоры.

В заключение обзора работы по фаунистическому изучению рыб необходимо остановиться, хотя бы кратко, на работах, посвященных ископаемым фаунам. В этой области советскими палеонтологами выполнен ряд весьма значительных исследований. Рыбы русского палеозоя и мезозоя изучались после Октябрьской революции А. П. Карпинским (главным образом проблема Helicoprion), Хабаковым (рыбы Перми, Триаса, Мела), Обручевым (главным образом рыбы палеозоя), Бергом (рыбы Карбона и др.), Чернышевым (рыбы каменноугольных отложений). В связи с огромными работами, проводимыми советскими геологами по составлению геологических карт отдельных районов, был поставлен и разработан вопрос о роли остатков рыб в стратиграфии, в частности, девонских отложений. Особое внимание уделяется советскими палеонтологами изучению ихтиофауны кайнозоя. Так, Меннером детально изучены акулы третичных бассейнов от Акмолинска на востоке до Кавказа на западе, а также сельди Крыма.

Весьма детально изучена за последнее время третичная ихтиофауна Кавказа, представленная здесь главным образом в морских отложениях, за исключением понтического яруса, где рыбы обнаружены и в пресноводных осадках. Олигоценовая морская ихтиофауна Северного Кавказа детально изучена В. П. Смирновым, который на основании изучения богатейшего материала делает ряд весьма интересных выводов.

Очень большой материал по третичной ихтиофауне Кавказа исследован за последнее время Богачевым, который изучил отложения Апшеронского полуострова от Майкопской свиты до Акчагыла и, в частности, окончательно установил, что третичная пресноводная ихтиофауна Кавказа носит современный арало-каспийский характер.

Чрезвычайно детальное исследование ихтиофауны пресноводных отложений неогена Западной Сибири было произведено ныне покойным Б. А. Штылько, который на основании своих исследований пришел к выводу, что в неогеновую эпоху в Сибири была фауна, сильно отличная от современной амурской и очень близкая к понто-каспийской.

Большая работа проделана советскими ихтиологами и в деле изучения ихтиофауны послеледникового времени. М. И. Тихий изучил ихтиофауну палеолита Крыма и обнаружил тут Salmo trutta, Rutilus frisei и др. В богатой коллекции рыб, собранных экспедициями Московского исторического музея при раскопках неолита бассейна реки Онеги, найден ряд более теплолюбивых видов, ныне в бассейне реки Онеги не встречающихся. Изучены также за последнее время фауны рыб костеносных городищ Ветлуги, городищ эллинистического типа Кубани и стоянок племени Илоу (Дальний Восток).

Таким образом, в деле познания состава фауны рыб нашего Союза, как современной, так и вымершей, за двадцать лет сделано очень много. Особенно велики успехи в деле изучения ихтиофауны Дальнего Востока, но и по другим районам, как видно из вышеизложенного, наши знания весьма увеличились.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Большое количество проделанных за последнее время фаунистических исследований позволило сделать ряд весьма важных зоогеографических выводов и обобщений. Так, П. А. Дрягин, базируясь на своих исследованиях в Восточной Сибири, дает новое деление Сибири на зоогеографические округа и участки на основании распространения пресноводных рыб. Как уже упоминалось, на основании богатейших коллекций, собранных в морских водах советского Дальнего Востока, ряд авторов дал за последнее время для отдельных дальневосточных морей детальный зоогеографический анализ фауны рыб. Так, Г. У. Линдбергом детально изучен генезис и история заселения фауны рыб Японского моря, причем этот автор рассматривает историю ихтиофауны Японского моря на фоне геологической истории этого водоема. Подробный анализ как распределения, так и происхождения фауны Чукотского и Берингова морей дан А. П. Андрияшевым, который на основании своих исследований приходит к выводу, что по составу ихтиофауны Берингово море разделяется на два участка и фауна восточного сильно отличается от таковой западного, хотя и имеет с нею много общих черт. Из зоогеографических исследований, посвященных исключительно пресноводным рыбам Дальнего Востока, необходимо отметить работу Л. С. Берга, доложенную на Тихоокеанском конгрессе в Токио в 1926 г.

По другим районам имеется также много зоогеографических работ, разрешающих отдельные частные вопросы. В заключение краткого обзора зоогеографических исследований необходимо отметить ряд сводных работ Л. С. Берга, посвященных разделению палеарктики на отдельные области на основании распространения пресноводных рыб. Я имею здесь в виду доклад, читанный на III географическом съезде и посвященный делению палеарктики в целом, причем наиболее подробно автор останавливается на зоогеографическом делении частей палеарктики вне СССР; вторая работа посвящена пресноводным рыбам Европы и третья—зоогеографическому делению СССР.

Все эти работы составляют основу для дальнейших исследований по зоогеографии пресноводных рыб Союза.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучением систематического положения и взаимоотношения между отдельными систематическими единицами были охвачены за последние 20 лет почти все основные группы рыб, и советская литература по систематике рыб настолько велика, что полностью охватить все сделанное в небольшой статье совершенно не представляется возможным, поэтому я остановлюсь лишь на главнейших работах, более мелкие же исследования буду упоминать лишь частично.

Работы по систематике рыб шли у нас за последние двадцать лет в двух основных направлениях. Во-первых, по линии изучения систематических взаимоотношений отдельных видов и единиц выше вида. Этот раздел тесно связывается с изучением филогении исследуемых групп. Во-вторых, в области изучения внутривидовых изменений;

эта вторая область систематических исследований привлекла к себе особое внимание ихтиологов в связи с разрешением ряда рыбохозяйственных проблем, связанных с необходимостью изучения рас у рыб. Если в первой области методика исследования не претерпела каких-либо серьезных изменений, то методика исследований низших систематических единиц была советскими ихтиологами значительно уточнена и в нее внесен ряд весьма ценных новых методов, в частности, необходимо упомянуть работы А. В. Морозова, который на примере отдельных представителей каспийской ихтиофауны разработал ряд новых приемов биометрической обработки материала. Особый интерес представляет метод индивидуальных профилей, разработанный Морозовым на примере каспийских сельдей и позднее примененный Фортунатовой при изучении экотипов у кавказских форелей.

Большое значение имеют и работы Морозова по методике определения содержания в смешанных пробах представителей отдельных групп. Примененный им метод «конверта» с последующей обработкой материала по методу Heincke дал очень хорошие результаты.

После этих предварительных замечаний перейдем к рассмотрению работ, выполненных советскими ихтиологами, по изучению систематики отдельных групп. Систематика миног в последнее время детально разработана Л. С. Бергом, который в своей капитальной сводке, посвященной миногам северного полушария, произвел ревизию этой группы и внес значительную ясность в систематическое положение отдельных форм; некоторые новые данные о систематическом положении миног Сибири опубликовал Иогансен.

Ряд работ советских ихтиологов посвящен систематике пластиножаберных. Здесь в первую очередь необходимо отметить работы, касающиеся систематики дальневосточных скатов и содержащие описания ряда новых видов (Линдберг, Суворов).

Весьма сильно продвинулось вперед изучение систематики осетровых. Особенную ценность для понимания положения хрящевых ганоидов в системе рыб и их взаимоотношения с другими группами представляет серия работ, выполненных покойным А. Н. Северцовым, который детально разобрал на основании изучения морфологии представителей семейства Acipenseridae систематику низших костных рыб.

Другие исследования по систематике осетровых, проделанные советскими ихтиологами, касаются или уточнения диагнозов видов (например, работы Дрягина и других по сибирскому осетру), или же выяснения подвидовой изменчивости отдельных видов (Берг—каспийский осетр, Державин—севрюга, Малятский—белуга и др.).

Много работ проделано по изучению систематики сельдевых рыб, причем представители этой группы исследовались главным образом в направлении изучения внутривидовой изменчивости. В результате исследований С. В. Аверинцева и его учеников установлено наличие в Белом море ряда рас сельди, отличающихся и по своей биологии. Много сделано в деле изучения мурманской, беломорской и дальневосточной сельди Макушком и Рабинерсоном. Весьма значительно подвинулось вперед и изучение каспийских и черноморских сельдей. В Каспии за последнее время открыто несколько новых видов и рас сельдей и сделана попытка восстановления родственных связей между отдельными видами. В бассейне Черного моря интересная форма сардельки открыта в озере Абрау Малятским. Начато изучение внутривидовой изменчивости дальневосточной иваси и выяснен расовый состав черноморского анчоуса.

Много работ сделано по изучению систематики лососевых. Л. С. Бергом и его сотрудниками изучена географическая и экологическая изменчивость лосося и кумжи. Весьма подробно изучена за последнее время систематика представителей рода Salmo, населяющих воды Кавказа.

Много новых данных получено по систематике рода Salvelinus, главным образом относительно видов, населяющих воды Сибири.

Очень много труда положено советскими ихтиологами в деле изучения систематики сигов. Наши сведения о внутривидовой изменчивости этой группы (особенно Coregonus lavaretus) были до Октябрьской революции совершенно ничтожны и ясной картины подвидовой принадлежности отдельных форм мы не имели. После Октябрьской революции изучением сигов севера Европейской части СССР занялся Институт озерного и речного рыбного хозяйства, который в лице И. Ф. Правдина посвятил изучению систематики сигов значительное время и недавно дал сводку по формам сигов, населяющих воды Карелии и Ленинградской области. Подробно изучены за последнее время сиги Сибири, а также выяснена географическая изменчивость ряпушки. Весьма детальные исследования проведены А. Н. Световидовым по изучению географической изменчивости и взаимоотношению отдельных видов хариусов. Много сделано в области изучения систематики семейства Osmeridae, по представителям которого, кроме отдельных монографий, выпущены сводки В. В. Петровым и Л. С. Бергом, из которых последняя подытоживает наши знания по корюшкам СССР.

Наиболее интенсивному изучению в систематическом отношении за последние двадцать лет подверглись представители семейства карповых, причем особое внимание обращено на изучение географической изменчивости у отдельных видов. Изучена географическая изменчивость плотвы, пескарей, горчака, шемаи, быстрянок, леща, сазана и многих других. Наряду с описанием новых форм большая работа проделана советскими ихтиологами по уточнению диагнозов и составлению морфометрических характеристик отдельных объектов промысла.

Кроме исследований по систематике отдельных видов, мы имеем за последнее время несколько работ, в которых авторы выясняют взаимоотношения родов в пределах отдельных подсемейств семейства карповых. Здесь в первую очередь необходимо упомянуть работу А. Я. Таранца, посвященную изучению соотношения родов в подсемействе Gobiini. Весьма много в деле уточнения диагнозов и разграничения отдельных родов у карповых сделано Л. С. Бергом (Alburnini и др.).

Представители семейства вьюновых также являлись за последние годы неоднократно объектом систематических исследований, сводившихся главным образом к описанию отдельных новых форм.

Ревизия отряда Esociformes произведена за последнее время Л. С. Бергом, который сводит этот отряд до подотряда Malacopterygii.

Изучение систематики представителей пучкожаберных проводилось А. М. Поповым, описавшим новый вид иглы из Черного моря, и в последнее время Сластененко, уточнившим видовой состав морских игл Черного моря.

Весьма сильно подвинулось вперед изучение систематики колючеперых. Если у карповых основное внимание было обращено на изучение географической изменчивости у отдельных видов, то исследование систематики колючеперых шло по линии изучения различий между отдельными видами и выяснения взаимоотношений между

ними. Представители отряда Mugiliformes изучены А. М. Поповым, произведшим ревизию семейства Mugilidae. Некоторые изменения в систематике семейства Atherinidae сделаны А. Н. Световидовым и Е. П. Сластененко.

В подотряде Percoidei биометрически обработан судак и обыкновенный окунь. Много внимания было обращено на изучение систематики подотряда Cottoidei, главным образом из дальневосточных вод. Здесь в первую очередь необходимо отметить ряд обзоров представителей отдельных родов (Icelus, Triglops, Crossias, Hemilepidotus), данных П. Ю. Шмидтом. Обзор пресноводных рас Myoxocephalus quadricornis дан Л. С. Бергом и А. М. Поповым. Очень много работ посвящено отдельным видам семейства Cottidae из дальневосточных вод. Краткий обзор подкаменщиков из этого района дан А. Я. Таранцом. Обзор байкальских Cottidae в систематическом отношении произведен за последнее время Талиевым, а Cottocomephoridae — Световидовым.

Весьма детально изучена систематика семейства Triglidae. Световидов, обработавший эту группу для «Фауны СССР», дал сводки по морским петухам СССР и Западной Европы. Ряд работ посвящен и систематике Agonidae (ревизия рода Sarritor и описания новых видов). Кроме того, эта группа почти закончена обработкой Г. У. Линдбергом для «Фауны СССР».

Из работ, посвященных семейству Hexagrammidae, следует отметить исследования Рутенберга и А. М. Попова о вариировании боковых линий и о связанных с этим вопросах систематики.

Представители семейства Scorpaenidae изучены для дальневосточных вод Моисеевым, а для вод Черного моря — Сластененко.

Много работ вышло также по систематике семейства Cyclopteridae. Ревизия рода Eumicrotremus произведена А. М. Поповым и в последнее время Перминовым. Кроме того, отдельным видам или сборам из отдельных районов посвящены работы В. К. Солдатова и А. М. Попова.

Значительно слабее разработана систематика семейства Liparidae, хотя число работ, посвященных этой группе, и довольно велико. До настоящего времени мы не имеем еще ясного представления о взаимоотношении отдельных родов и количестве видов в некоторых родах. Правда, с Дальнего Востока за последние 10 лет описано восемь новых видов, но все же очень остро чувствуется недостаток в обобщающих работах по этой группе.

Изучение систематики представителей подотряда Gobioidei за последние 20 лет в результате работ Б. С. Ильина значительно подвинулось вперед. Этот автор преимущественно занимался изучением систематики бычков наших южных морей.

Сводку наших знаний по систематике каспийских Benthophilus дал в 1927 г. Л. С. Берг.

В области изучения систематики Blenniidae следует отметить работу Сластененко, произведшего ревизию представителей этого семейства из Черного моря. Некоторые данные о Blenniidae Дальнего Востока получены А. Я. Таранцом. Необходимо также упомянуть о работе Т. С. Расс, произведшего детальное сравнение двух близких видов рода Lumpenus. Весьма сильно подвинулось вперед изучение систематики семейства Zoarcidae. Это чрезвычайно богато представленная в водах советского Дальнего Востока группа лишь совсем недавно была детально изучена, так как только с развитием глубевого лова удалось обнаружить целый ряд весьма своеобразных представителей этого семейства. В настоящее время эта группа монографически обрабатывается для «Фауны СССР» А. П. Андрияшевым.

Много работ посвящено также камбалам Советского Союза. В частности, новый вид камбал из Черного моря описан П. Ю. Шмидтом. Ревизия форм Pleuronectes flesus произведена Л. С. Бергом. Над систематикой дальневосточных камбал работали Шмидт, Линдберг и Охрямкин.

Весьма широко развернулись у нас в СССР работы по систематике тресковых, причем, так же как и для большинства других объектов промысла, они шли двумя путями, именно: по линии изучения расового состава отдельных географических форм и по линии выяснения взаимоотношения между отдельными видами и родами. Исследования рас у трески проводились главным образом в наших северных морях. Работами Липина, Есипова, Михина, Месяцевой, Талиева и др. было установлено наличие на Мурмане минимум двух экологических форм трески. Значительно подвинулось вперед и изучение систематики отдельных видов и родов тресковых. В частности, необходимо отметить открытие Дрягиным нового рода тресковых в водах Восточной Сибири. А. Н. Световидов, монографически обработавший эту группу для «Фауны СССР», пришел к выводам о необходимости разделения тресковых на два семейства. Несколько работ (Маркун, Дрягин) посвящено в последнее время систематике налима.

На этом мы заканчиваем наш краткий и неполный обзор работ, посвященных систематике отдельных групп. Огромный рост наших знаний по систематике отдельных групп и накопление богатых коллекций по ископаемым представителям ихтиофауны позволили Л. С. Бергу взять на себя труд ревизии системы рыб в целом. В результате огромной проделанной работы это исследование в настоящее время уже закончено и предварительные результаты в виде списка отрядов и подотрядов уже опубликованы.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО АНАТОМИИ РЫБ

Над изучением анатомии рыб в СССР сейчас работает несколько лабораторий. Из них в первую очередь необходимо отметить Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова Академии наук СССР, лабораторию морфологии позвоночных Московского университета, лабораторию анатомии Ленинградского университета, лабораторию анатомии Киевского университета и еще некоторые другие.

Сейчас обычно изучение анатомии как рыб, так и других позвоночных не является самоцелью, а лишь промежуточным этапом в разрешении других вопросов.

Работы по эволюционной морфологии у нас идут по двум путям. Одно направление идет по линии изучения общего направления путей эволюционного процесса, а другое — по линии изучения отдельных адаптаций, причем также является характерным для советской морфологии то, что она начинает переходить от изучения хода эволюции отдельных органов к изучению эволюции целых организмов.

Как отмечает Б. С. Матвеев в своем обзоре советской морфологии за 20 лет, из общего числа работ, выполненных советскими морфологами за последние 20 лет, 33% посвящено рыбам, круглоротым и бесчерепным. Такой большой удельный вес рыб в работах советских морфологов объясняется, с одной стороны, запросами практики, с другой—на рыбах, среди которых мы имеем как чрезвычайно древние, так и весьма специализированные формы, разрешение общих вопросов эволюции значительно легче и эффективнее, чем на других группах.

Наибольшее число работ, касающихся отдельных органов или систем, посвящено скелету и главным образом скелету головы и

конечностей. Кроме ряда общих описаний скелета отдельных рыб (работы Дейнега о Chlamydoselachus, Киселевой о Lepidosiren, Северцова о стерляди), за последнее время появилось очень большое количество исследований, посвященных отдельным частям скелета. В первую очередь здесь необходимо отметить работы школы А. Н. Северцова. Закончив в основном до революции разработку вопросов эволюции низших рыб, Северцов со своими учениками перешел к изучению хрящевых ганоидов, кистеперых и костных ганоидов, не прекращая заниматься и низшими рыбами. Изучению черепа из этой серии работ посвящен ряд статей самого А. Н. Северцова (стерлядь, Polypterus, Amia и др.), работы Б. С. Матвеева по соотношению осевого черепа у рыб, работа Макушка о морфологии и развитии затылочной области, Ракова о замещающих окостенениях в черепе осетровых и ряд других исследований. Общее направление этих исследований идет по линии изучения основных направлений эволюции. Несколько в ином направлении работает школа ленинградских анатомов, возглавляемая К. М. Дерюгиным, и киевских анатомов, возглавляемая Воскобойниковым. Из работ Ленинградской школы, посвященных изучению рыб, в первую очередь следует отметить работы покойного Н. С. Хранилова, который одну из своих работ посвятил детальному изучению строения черепа вьюновых рыб; к этой же группе работ относится исследование Хранилова о больших затылочных фантанелях у карповых рыб, работа, являющаяся как бы связующим звеном с другой серией работ автора по изучению веберова аппарата.

Весьма много работ в СССР посвящено исследованию висцерального скелета рыб. Здесь в первую очередь необходимо отметить ряд работ Рабинерсона, посвященных изучению строения висцерального аппарата акуловых рыб. Весьма много в деле изучения висцерального аппарата рыб сделано школой киевских анатомов, которые, подходя с точки зрения функции, дали детальное описание жаберного аппарата у ряда костистых рыб.

Над изучением развития жаберного аппарата у ряда костистых рыб работали воронежские анатомы и, в частности, Николюкин. Весьма детально изучено строение зубов у ряда костных рыб Третьяковым, который также выясняет и процессы, приводящие к смене зубов. Изучению строения и эволюции глоточных зубов у карповых рыб посвящено несколько работ А. В. Гриба и В. В. Васнецова.

Весьма много сделано и в области изучения скелета и мускулатуры конечностей древних рыб с целью выяснения истории происхождения пятипалой конечности. Из таких работ следует упомянуть работу А. Н. Дружинина, изучившего с этой точки зрения конечности Dipnoi.

Целый ряд работ, посвященных изучению скелета плавника, с точки зрения функции этого органа выполнен В. В. Васнецовым. Им исследована функция mesocoracoideum в движении грудного плавника и установлен ряд различий в характере движения плавника с mesocoracoideum и без такового, а также выяснено строение плечевого пояса у некоторых рыб, функция плавников которых отличается от обычной (Lophius).

Из работ, посвященных изучению строения позвоночного столба, необходимо отметить работу Н. Н. Яковлева, который подошел к выяснению первичных факторов в морфогенезе позвоночного столба с палеонтологической точки зрения. Большой интерес представляет также работа Рабинерсона, в которой этот автор доказывает, что метамерные образования позвоночника образуются в филогенезе раньше неметамерных.

Весьма детально изучено развитие ребер у отдельных групп рыб С. В. Емельяновым, посвятившим этому вопросу целую серию работ и давшего исчерпывающую картину как морфологии, так и эволюционного развития верхних и нижних ребер у низших позвоночных. Много работ посвящено советскими анатомами изучению веберова аппарата у рыб.

Вопросу изучения структуры кости у рыб также уделено много внимания в работах, вышедших за последние 20 лет. Тут в первую очередь необходимо отметить исследования Д. Н. Кашкарова, который, в результате своих работ доказывает возможность определения рыб по структуре кости.

Особый интерес представляют работы советских морфологов в области изучения строения кожных покровов у рыб. Работы в области изучения кожи рыб идут у нас в двух направлениях: с одной стороны, это исследования, изучающие вопросы эволюционной морфологии кожных покровов, и с другой — исследования, задачей которых является изучение строения кожи рыб как сырья для кожевенной промышленности. Из первой группы работ необходимо отметить серию исследований А. Н. Северцова над строением и развитием чешуи древних рыб и по выяснению процесса образования накладных костей.

Детально изучена чешуя у некоторых костистых рыб и костных ганоидов Третьяковым. Ряд исследований посвящен ихтиологами изучению чешуи в связи с вопросом о периодичности ее роста.

Вторая группа работ, выполненных главным образом сотрудниками Института кожевенной промышленности, содержит детальное описание структуры кожных покровов рыб, кожа которых употребляется как кожсырье.

Много исследований посвящено окраске рыб. Наряду с работами, дающими детальное описание окраски отдельных видов и структуры отдельных типов пигментных клеток, мы имеем и сводные работы, рассматривающие эволюцию как отдельных типов окраски, так и постепенное изменение окраски в процессе эволюционного развития отдельных групп рыб.

Огромное количество работ посвящено изучению внутренних органов рыб.

В области изучения пищеварительного тракта работы шли главным образом по линии изучения гистологии кишечника и изучения желез, связанных с кишечником, в частности, поджелудочной железы (Хворостухин и др.). Много работ касается изучения строения, развития и функции плавательного пузыря (Васнецов, Хранилов).

Большое количество работ посвящено изучению строения выделительной и половой систем у рыб.

На основании серии исследований А. А. Машковцевым установлен ряд новых фактов весьма важных для понимания как онтогенеза, так и филогенеза этих органов, и, в частности, выяснено отношение мезонефроса к пронефросу как с морфологической, так и с филогенетической точки зрения.

Из исследований, посвященных изучению кровеносной и лимфатической систем, необходимо отметить работы Иосифова, касающиеся исследования лимфатической системы у рыб, и работы по сравнительной гистологии крови, где рыбам уделено видное место.

Большое как теоретическое, так и практическое значение имеют работы по выяснению распределения в теле рыб жировой ткани. Работы эти разрешили ряд теоретических вопросов и вместе с тем дали ответ на ряд запросов практики. Значительно подвинулось вперед изучение нервной системы рыб как периферической, так и центральной, причем установлено много весьма важных закономерностей, в частности, в иннервации отдельных частей тела.

В заключение обзора исследований, произведенных за последние 20 лет в СССР по анатомии рыб, необходимо остановиться на исследованиях, касающихся тератологии рыб. Эти исследования представляют интерес как с теоретической, так и с практической стороны, так как они дают, с одной стороны (при изучении атавистических изменений), понимание филогенеза признака, а с другой стороны, как установлено за последнее время советскими генетиками (см. ниже), очень часто являются наследственными и влияют отрицательно на выживаемость рыбы. Из работ, посвященных изучению отдельных тератологических изменений, следует отметить исследования Попова над тератологией рыб Черного моря и ряд других исследований, в которых даются описания отдельных изменений тех или иных органов рыб.

Широкий охват морфологическими исследованиями почти всех систем органов рыб и почти полное разрешение основных вопросов строения некоторых из них позволили подойти к разработке общих вопросов филогенеза рыб. Вышедшая в последнее время сводка А. Н. Северцова, посвященная основным морфологическим закономерностям эволюции и являющаяся прекрасным оружием в борьбе за материалистическое понимание эволюционного процесса, основной материал черпает из анатомии рыб. Кроме того, изучение конкретных фактов строения рыб позволило дать ответы на ряд запросов социалистического рыбного хозяйства и способствовало перестройке его на научных основах.

Чрезвычайно выросла у нас в Союзе и эмбриология рыб, причем многие отрасли ее развились совершенно заново. С одной стороны, в этом направлении мы имеем работы, касающиеся изучения морфологии, возрастной изменчивости и филогенеза икры и личинок рыб, с другой стороны,—работы, посвященные изучению биологии икры и личинок рыб. В первой области огромный интерес представляют работы, проводимые С. Г. Крыжановским, и, в частности, его блестящее исследование, посвященное органам дыхания личинок рыб и выяснению функции псевдобранхии. Много работ по морфологии отдельных видов рыб выполнено Казанским, Расс и др.

Весьма широко развернулись в СССР работы по изучению биологии икры и личинок рыб в связи с разрешением ряда основных вопросов рыбного хозяйства, причем основным фактором, способствовавшим развитию изучения биологии личинок, было введение количественных методов исследования, широко применяемых у нас сейчас как учреждениями системы ВНИРО, так и некоторыми другими.

Много работ по икре и личинкам посвящено отдельным бассейнам. Биологии личинок и икры рыб Баренцова моря касаются работы Расс и его сотрудников, а также Суворова. В этих работах детально освещены как морфология личинок промысловых рыб, так и условия нереста и развития икры.

В дальневосточных водах изучена биология трески, ментая и лососевых.

Весьма много работ сделано по изучению икры и личинок рыб Каспия. По эмбриологии рыб северного Каспия целая серия работ опубликована Казанским, который касается как морфологии, так и биологии личинок рыб. Большие работы по сельдевым Каспия выполнены лабораторией икры и мальков ВНИРО под руководством Т. С. Расс. По морфологии личинок рыб южного Каспия интересные работы произведены Я. И. Гинзбургом (миноги, осетровые, шемая). Материалы по личинкам рыб Черного моря, их систематике и биологии содержатся в работах Водяницкого и Крыжановского.

Много сделано и по изучению личинок и икры пресноводных рыб. Детально исследован вопрос о продолжительности жизни личинок

ручьевой миноги, а также морфология и некоторые моменты биологии целого ряда карповых.

Много работ советских ихтиологов касается механики развития и, в частности, механики развития различных гибридов. Работами Крыжановского, Казанского и Николюкина выяснен целый ряд весьма интересных закономерностей в ходе развития даже весьма отдаленных гибридов.

Большой интерес представляют работы ленинградских эмбриологов над определением осмотического давления в икре и его зависимости от окружающей среды, а также о роли температуры в формообразовании отдельных органов.

Большие работы по динамике развития отдельных органов рыб ведутся также Д. П. Филатовым.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ РЫБ

Физиология рыб принадлежит к тем отраслям ихтиологии, которые развивались у нас уже после Октябрьской революции. Это объясняется отчасти тем, что рыбы являются мало удобным объектом для физиологических исследований и лишь запросы практики заставили физиологов обратить на них внимание. Этим объясняется также и то, что основными вопросами физиологии рыб, разрабатывающимися у нас сейчас, являются вопросы питания и размножения, т. е. те отрасли, которые наиболее связаны с практикой рыбного хозяйства.

Изучение физиологии питания рыб началось у нас в начале тридцатых годов во ВНИРО и на Косинской лимнологической станции. Во ВНИРО производилось изучение главным образом темпа переваривания, характера разрушения пищевого комка, характера реакции при переваривании и т. д. Интересные исследования произведены также Коштоянцем и Коржуевым над теплоустойчивостью трипсина, причем эти авторы приходят к интересному выводу, что теплоустойчивость фермента у арктических форм ниже, чем у более тепловодных. Работы по физиологии питания, проводимые Г. С. Карзинкиным и его учениками, на Косинской лимнологической станции идут по линии изучения усвояемости кормов у различных рыб и в различных условиях, а также по изучению скорости прохождения пищи через кишечник. В то время как физиологи ВНИРО подходят к этому вопросу главным образом с точки зрения изучения характера процесса как такового, работники Косинской лимнологической станции и к вопросу скорости прохождения пищи через кишечник подходят с точки зрения изменения ее усвоения.

Другое направление, в котором усиленно работают советские физиологи, идет по линии изучения процессов размножения и развития половых продуктов. Здесь в первую очередь необходимо отметить работы школы С. Н. Скадовского над выяснением влияния различных факторов на ускорение развития половых продуктов и стимулирование нереста.

К этим работам близки по тематике работы, проводимые Н. М. Артемовым над влиянием введения эмульсии гипофиза на половые органы рыб (например, яйцеклад горчака), причем этим автором установлено, что интенсивность развития признака зависит весьма сильно от количества введенной эмульсии.

Среди проблем физиологии рыб, которые являлись объектами исследования советских ихтиологов, необходимо также отметить вопросы изменения химизма тела рыбы, главным образом содержания жиров в различные периоды жизни рыбы. Сюда относится работа, проведенная ТИНРО по изучению изменения химизма дальне-

восточных лососевых во время нерестовой миграции. Большой интерес представляет работа Института озерного и речного рыбного хозяйства над изменением химического состава тела миноги во время хода, а также наблюдения подобного рода и над другими рыбами. Ценные исследования проделаны Волго-Каспийской рыбохозяйственной станцией над изучением химического состава каспийских сельдей.

Весьма большой интерес представляют работы, проводимые советскими ихтиологами по изучению движения рыб. Здесь в первую очередь необходимо отметить исследования В. В. Шулейкина, посвященные динамике рыбы как при движении в воде, так и при полете в воздухе (летучая рыба), причем В. В. Шулейкин приходит к очень интересным выводам, что наиболее совершенная в смысле обтекаемости форма имеет обычно наименьший коэфициент полезного действия.

Интересны также эксперименты В. В. Васнецова над движением грудных плавников у рыб.

Ряд исследований посвящен советскими физиологами изучению физиологии нервной системы рыб (Кан, Коштоянц), функции плавательного пузыря (Коштоянц и Василенко, Хранилов), физиологии роста (Пучков) и ряду других вопросов, на которых мы здесь останавливаться не имеем возможности.

В заключение обзора исследований по физиологии рыб необходимо отметить исследования об «анабиозе» рыб при замораживании, проводимые с целью выяснения возможности перевозки живой рыбы в переохлажденном состоянии и давшие уже ряд весьма ценных материалов.

РАБОТЫ ПО ГЕНЕТИКЕ РЫБ

Наукой, также целиком развившейся у нас после Октябрьской революции, является генетика рыб, причем первое время рыбы (живородящие) были лишь объектом для разрешения теоретических вопросов генетики. Также были проделаны работы по изучению строения хромосом у отдельных видов рыб. Некоторые из этих работ, как, например, работы Бляхера, Кирпичникова, Натали и Самохваловой, представляют большой интерес.

Начиная с 1934 г., Институтом прудового рыбного хозяйства производится целая серия работ по изучению вопросов генетики промысловых рыб, в первую очередь культурного карпа. В результате этих работ, проводившихся В. С. Кирпичниковым и его сотрудниками, установлен ряд весьма важных фактов, представляющих как теоретический, так и практический интерес. Так, доказано, что ряд уродств у карпа являются генетически закрепленными и часто понижающими жизнеспособность. Гены различной чешуи у карпа, видимо, определяют одновременно различную форму тела, различный рост и ряд других хозяйственно важных признаков. В. С. Кирпичниковым установлено также, что карпы советских прудовых хозяйств принадлежат к четырем генотипам. Наличие у карпа генов, изменяющих одновременно строение чешуи и плавников, вес и рост рыбы, позволяет строить селекционные работы на точной генетической базе.

Изложенное делает понятным, что генетика и практическая селекционная работа по карповодству у нас в Союзе приобретают все более и более тесную связь.

РАБОТЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ РЫБ

Вопросам биологии рыб в царской России уделялось весьма мало внимания и наследство в области знаний по биологии рыб, которое

мы получили, было весьма скудно. Понятно то особое внимание, которое с первых же лет после Октябрьской революции уделялось и уделяется рыбохозяйственной науке. Развертывание работ по изучению биологии рыб идет у нас чрезвычайно быстрыми темпами.

Изучение роста и возрастного состава стад отдельных видов рыб интенсивно развернулось у нас сейчас же после Октябрьской революции. Важность этих вопросов как для суждения о состоянии запасов промысла, так и для таксации рыбохозяйственных угодий делает понятным то особое внимание, которое было на них обращено. Большую роль в деле изучения возрастного состава и темпа роста рыб сыграл выпущенный в 1926 г. Красноярской рыбохозяйственной станцией сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Ряд статей этого сборника представляет большой интерес и вносит много весьма ценного в методику определения возраста и роста. В частности, необходимо отметить работу Н. Л. Чугунова, детально разбирающего методику определения возраста и роста рыб по костям.

Большой интерес представляет также выдвигаемый Г. Н. Монастырским метод расчисления темпа роста при помощи логарифмических скал. Изобретение ряда приборов, как, например, доска Монастырского для расчисления темпа роста по методу Einar Lea, прибор Монастырского для определения темпа роста по методу логарифмических скал, прибор Алеева, машинка Чугунова для изготовления шлифов лучей и ряд других, сильно облегчило технику определения возраста и расчисления темпа роста, что дало возможность охватить исследованием большинство промысловых и ряд непромысловых видов, и к 1937 г. у нас уже почти нет промысловых видов, по которым мы не имели бы сведений об их темпе роста.

Темп роста акул изучен для дальневосточных вод. Рост и возрастной состав осетровых изучены во всех основных водоемах, где эти рыбы встречаются. Та же картина в отношении лососевых, сельдевых, промысловых, карповых и сомовых рыб. Значительно подвинулось вперед изучение возрастного состава основных морских промысловых костистых рыб, как треска, пикша, камбала, морской окунь и др., причем в некоторых случаях уже стало возможным перейти к сравнительному изучению роста рыб в различных водоемах и выяснению общих закономерностей, определяющих характер роста. Весьма интересные результаты дало применение метода Шмальгаузена к изучению роста рыб. В частности, вычисляя константу роста, удалось для ряда видов установить, например, время наступления половозрелости. Несколько видоизмененная формула Шмальгаузена была применена Васнецовым при сравнительном изучении роста карповых рыб, причем этому исследователю удалось установить несколько общих закономерностей в росте представителей этой группы.

Весьма много сделано в области изучения возрастного состава стад промысловых рыб и его динамики под влиянием промысла. Введение ряда методов, облегчающих сбор и обработку материала (выборочный метод Морозова и др.), позволило обрабатывать огромный материал, что в свою очередь сделало возможным по ряду видов подойти, как мы это увидим ниже, к определению запасов стада.

Коренные изменения произошли в области изучения питания рыб. Основным методом, которым пользовались ихтиологи как в России, так и за границей при изучении состава пищи рыб, был метод определения состава пищи по частоте встречаемости отдельных компонентов, давший лишь общее представление о составе пищи рыбы.

Весьма плодотворным оказалось применение весового метода, позволившего более точно подойти к изучению как состава пищи, так и, главное, к интенсивности питания рыбы. Первым советским ихтиологом, применившим в 1929 г. количественный метод при определении интенсивности питания рыбы, был покойный В. Я. Никитинский, который, изучая интенсивность питания рыб в нерестовый период, выражал в процентах вес содержимого кишечника к весу тела рыбы и получил весьма интересные данные по динамике потребления пищи рыбой в зависимости от сроков нереста. Чрезвычайно широко количественный метод был применен бригадой научных работников Государственного океанографического института под руководством Л. А. Зенкевича при изучении рыб Баренцова моря. Эти работы послужили толчком к применению количественных методов в изучении интенсивности питания и состава пищи у рыб. В настоящее время работы подобного рода широко ведутся во всех основных промысловых районах, за исключением лишь Дальнего Востока. Сравнение удельного веса отдельных компонентов в пище рыбы с их удельным весом в бентосе или планктоне обследуемого района позволило подойти к разрешению вопроса о выборе рыбой объекта питания и тем самым приступить к выяснению интенсивности конкуренции между отдельными видами.

Изучение возрастных и сезонных изменений как в составе пищи, так и в интенсивности питания ряда промысловых видов дало советским ихтиологам ключ к пониманию ряда моментов в миграциях и распределении рыбы, а тем самым позволило ответить на ряд запросов рыбного хозяйства.

Целый ряд работ посвящен советскими ихтиологами изучению связи между длиной и весом рыбы как в зависимости от ее экстерьера, так и при различных условиях существования. Большой интерес представляют исследования, проведенные в этой области Тюриным, Морозовым и некоторыми другими авторами.

Плодотворные результаты дало применение ихтиологами формулы Fulton для определения упитанности рыб. Изучение изменения этого фактора в течение года и в различных районах дало материалы для суждения об упитанности организма в различные сезоны, а тем самым и о его ценности как объекта промысла. Сравнение упитанности одного и того же вида в различных водоемах позволило успешно таксировать ряд рыбохозяйственных угодий и определить условия существования рыбы в отдельных водоемах.

В области изучения биологии размножения рыб сделано также очень много. Огромное количество фактического материала накоплено по плодовитости, созреванию половых продуктов и условиям нереста отдельных рыб, причем некоторые исследования представляют выдающийся интерес. Целый ряд исследований посвящен разработке классификации стадий зрелости половых продуктов (Филатов, Киселевич, Расс, Мейен и др.), причем для рыб с различным характером нереста установлены различные шкалы. Плодотворным оказалось также изучение изменения относительного веса гонад в течение года (Мейен и др.). На основании полученных таким путем материалов удалось разобраться в ряде вопросов миграций промысловых рыб.

Много ценных данных получено и по изучению плодовитости рыб. Для ряда видов, кроме общей зависимости числа икринок от размеров рыбы, удалось подметить также изменение соотношения процента крупной и мелкой икры у рыб различных размеров. Весьма большой материал собран и по условиям нереста отдельных видов. Кроме общих данных о температурных условиях, продолжительности, интенсивности и времени нереста отдельных видов, ряд исследова-

ний касается и общих вопросов (Расс, Рутенберг, Мейен и др.). Особенно плодотворным оказалось применение количественного метода для учета икры и личинок, при помощи которого удалось весьма точно определить места и сроки нереста ряда видов рыб (Суворов, Расс).

Большой интерес представляет ряд исследований советских ихтиологов по изучению размножения рыб в измененных условиях в связи с гидроэлектростроительством. Особенно интересны опыты А. Н. Державина по созреванию севрюги в «Вашингтонских бассейнах». Большая работа по этому вопросу проделана также М. И. Тихим и некоторыми другими исследователями.

Об исследованиях биологии личинок рыб мы говорили выше, остановимся теперь на исследованиях, посвященных биологии молоди рыб. В этой области в СССР сделано также очень много и особенный интерес представляют работы по определению урожая молоди для прогнозов уловов на последующие годы. Начиная с прекрасной сводки Н. Л. Чугунова, посвященной изучению биологии молоди рыб Волго-Каспийского района и являющейся до настоящего времени образцом для подобного рода исследований, мы имеем ряд работ, посвященных этому вопросу.

Детально в последнее время разработаны и методы учета количества молоди. Т. С. Расс предложена специальная конструкция трала для количественных ловов молоди и ряд приемов при проведении учета. Большие работы по учету урожайности молоди ведутся Азовско-Черноморским институтом рыбного хозяйства и океанографии для составления прогнозов уловов.

Широко развернулись в СССР также работы по изучению миграций рыб. Изучению перемещений рыб в водах Баренцова моря посвящена сейчас большая литература.

Полярным институтом рыбного хозяйства и океанографии составлены карты распределения основных промысловых рыб на площади Баренцова моря в различное время года. Производимое здесь мечение рыбы дало возможность установить пути перемещения отдельных стад трески и других промысловых видов.

Много сделано и в области изучения миграций рыб в наших дальневосточных водах. В частности, установлены основные закономерности в перемещении камбалы Приморья, иваси, сельди и некоторых других. Много сделано и в области изучения миграций дальневосточных лососевых.

Особенно широко развернулось изучение миграций рыб в Каспийском море. Основные закономерности в распределении осетровых, сельдей и главнейших частиковых пород сейчас уже во всяком случае для вод северного и среднего Каспия в основном выявлены.

Хорошие результаты дало мечение рыбы, проводимое главным образом на частиковых, причем для ряда видов, как, например, вобла, удалось таким путем проследить пути перемещений в море и выяснить места нагула отдельных косяков (Караваев).

Для вод Черного и Азовского морей выяснены общие схемы перемещений осетровых, сельдей, хамсы и ряда частиковых.

Значительно продвинулось вперед изучение миграций пресноводных и проходных рыб в пресных водах.

Здесь в первую очередь необходимо отметить широко развернувшиеся исследования, проводимые ленинградскими ихтиологами во главе с Л. С. Бергом, над изучением биологии и в первую очередь миграций лосося, сложная и запутанная картина биологии которого за последнее время в значительной части выяснена. Детально изучены за последнее время миграции миног, главным образом в бассейне Балтики и Каспия. Много сделано в области изучения мигра-

ций рыб в реках Сибири и водах Дальнего Востока. Накопление огромного фактического материала по миграциям рыб позволило, с одной стороны, дать сводные работы, подытоживающие наши сведения по этому вопросу (П. Ю. Шмидт), с другой,—подойти к выяснению причин миграций и возникновения различных биологических форм, отличающихся по характеру и времени совершаемых перемещений (Берг, Зенкевич и др.).

За последнее время в нашей ихтиологии начинает развиваться направление, занимающееся установлением биоценотических связей в водоеме и, в частности, выяснения той роли, какую в водоеме играют рыбы, причем пока основным видом взаимоотношений, которые исследуются советскими ихтиологами, являются взаимоотношения алиментарного характера. Хотя это направление начало развиваться у нас очень недавно, но сейчас уже накопилось довольно значительное число работ (правда, частью еще не опубликованных), рассматривающих рыбу как члена водного биоценоза.

Особый интерес представляют исследования Е. В. Боруцкого над динамикой биомассы водоемов, где рыбам уделяется значительное место. Весьма интересно исследование Клумова над ролью сайки (Boreogadus saida) в биоценозе вод Арктики. Сходные работы по выяснению пищевых связей проделаны и для водоемов Средней Азии. Это весьма плодотворное направление советской ихтиологии сейчас еще только начинает развиваться, но несомненно, что в ближайшее время оно даст очень много как для разрешения теоретических вопросов, так и для решения практических задач. Особенно выяснение биоценотических связей в водоемах важно для решения вопросов акклиматизации новых форм и выявления недостатков в водоеме, которые должны быть путем акклиматизации уничтожены.

Широкое развертывание исследований в области биологии рыб и накопление огромного фактического материала по возрастному составу и его динамике у отдельных видов, изменению веса, размеров и других промыслово-биологических показателей для основных объектов промысла позволили приступить к разработке методов определения запасов отдельных промысловых рыб. В этой области советскими ихтиологами сделано также очень много. Сводку наших знаний по методике определения сырьевой базы промысла дал в 1928 г. Н. Л. Чугунов, который в своей работе о биологии молоди рыб Волго-Каспийского района сделал обзор методов определения сырьевой базы и, в частности, детально остановился на исследованиях по этому вопросу советских ихтиологов (Ф. И. Баранов, А. Н. Державин). За последнее время методике определения сырьевой базы рыбного промысла посвящено очень много работ, главным образом по Каспийскому морю. Тут в первую очередь необходимо отметить исследования Морозова, Монастырского, Чугунова и ряд других, давших много ценного как в теории этого вопроса, так и по линии разрешения ряда практических задач рыбного промысла.

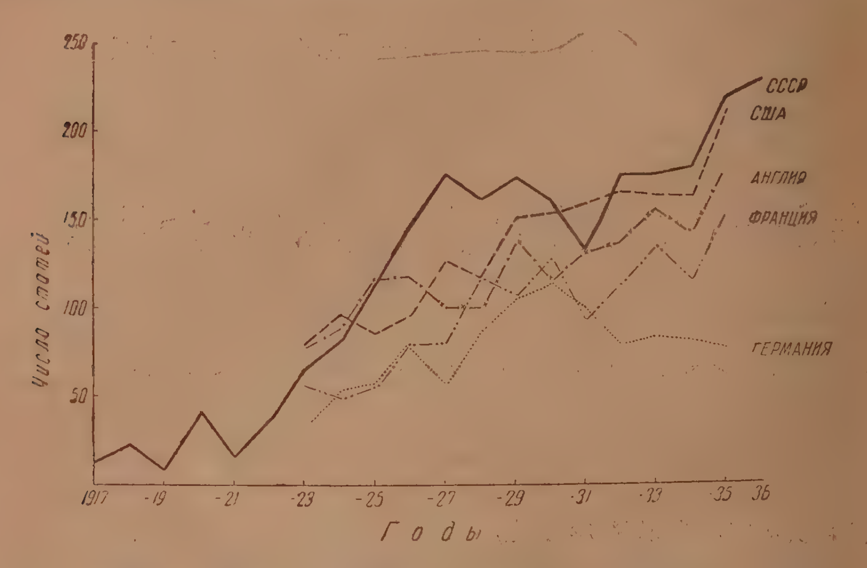
На этом мы заканчиваем наш краткий обзор ихтиологических исследований, проделанных в СССР за 20 лет[1].

Широчайший размах исследований и глубина разработки ряда проблем за 20 лет, протекших со времени Октябрьской революции, выдвинули советскую ихтиологию с одного из последних мест на одно из первых и несомненно, что по ряду отраслей ихтиологии мы сейчас уже значительно обогнали капиталистические страны. Сравнение советской ихтиологии с этой областью биологической науки царской России весьма затруднительно, а по ряду областей и про-

[1] Мы сознательно не коснулись вопросов паразитологии рыб и вопросов прудового хозяйства, которые должны быть объектами отдельных статей.

сто невозможно, так как эти области до революции в России не существовали. К таким областям в первую очередь относятся, как было уже сказано, генетика и почти вся физиология рыб. Единственное лишь в области систематики и анатомии рыб наследство, полученное советской ихтиологией от царской России, было более или менее значительно и смогло послужить базой для дальнейших исследований, по остальным же отраслям пришлось почти все создавать заново.

Для создания представления о росте ихтиологии в СССР и положения ее в мировой науке интересные данные получаются при сравнении роста печатной продукции по ихтиологии в капиталистических странах и в СССР.



Число статей по ихтиологии, вышедших в различных странах с 1917 по 1936 г.

Как видно из приведенного графика (см. рис.)[1], уже в 1926 г. СССР по количеству печатной продукции по ихтиологии вышел на первое место в мире и это место сохраняет до настоящего времени.

В странах буржуазной демократии (США. Англия, Франция) наблюдается значительно более замедленный, чем в СССР, но все же постепенный рост научной ихтиологической продукции, тогда как в Германии наблюдается достаточно резко выраженное падение таковой.

Вывод ясен: те успехи, которые достигнуты ихтиологией в СССР, стали возможны лишь в социалистическом государстве и лишь при социалистическом строе.

TWENTY YEARS OF SOVIET ICHTIOLOGY

by G. W. Nikolsky
Zoological Museum, University of Moscow

---

[1] Цифры заимствованы мной для стран Западной Европы и США из Zoological Record, а для СССР подсчитаны по каталогу, составленному сотрудником ВНИРО Н. С. Романовым, которому пользуюсь случаем выразить искреннюю благодарность.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

МАТЕРИАЛЫ ПО ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОМУ РАЗВИТИЮ ДЯТЛОВ (PICIDAE)

I. РАЗВИТИЕ ВНЕШНЕЙ ФОРМЫ ТЕЛА

Л. П. Познанин

Из лаборатории эволюционной морфологии Института зоологии МГУ

1. ВВЕДЕНИЕ

Семейство дятлов (Picidae) представляет собой значительную (около 500 видов), резко отграниченную группу птиц, чрезвычайно хорошо приспособленных к древесному образу жизни. Одновременно с крайней специализацией группа эта, видимо, находится в периоде своего расцвета и стоит на пути биологического прогресса (за что говорит широта распространения и многочисленность представителей).

Эти обстоятельства придают изучению эволюции дятлов особенный интерес, дополняющийся еще тем, что изучение высокодиференцированных структур с точки зрения эволюционной морфологии может дать много ценного в понимании закономерностей эволюционного процесса. Однако изучение эволюции дятлов возможно лишь на основании сравнительно-анатомического и эмбриологического исследований, так как палеонтологический материал почти целиком отсутствует (Lambrecht, 1933).

Семейство Picidae, дающее яркие примеры приспособительных изменений в строении организма, с давних пор привлекало внимание исследователей, но по существу все работы, посвященные изучению этих птиц, рассматривают их лишь во взрослом состоянии. Данные же по онтогенетическому развитию дятлов отсутствуют почти совершенно, сводясь лишь к следующему. В 1875 г. Паркер довольно подробно рассматривает развитие скелета черепа (главным образом небной области) некоторых дятлов с систематической точки зрения. Позднее мы имеем две заметки Гюнтера (1890) и Стонгама (1909) о нахождении своеобразной «пяточной мозоли» у дятлов. Особняком стоит работа Людике (1933), рассматривающая микроскопическое строение клюва птиц на различных стадиях развития в связи с ростом рогового вещества и уделяющая в этом отношении внимание дятлам. Мы находим также некоторые замечания, касающиеся развития дятлов, у Штреземана (1927—1934). Наконец, совсем недавно вышла работа Красовского (1936), который, пересматривая вопрос о строении черепа дятлов в связи с их систематическим положением, касается его развития в постэмбриогенезе. Таким образом, в литературе имеются лишь отрывочные сведения, касающиеся развития какой-либо отдельной части тела дятлов, и то только в постэмбриогенезе. Работы же, дающей общую картину онтогенетического развития дятлов, мы не имеем совершенно. Также совершенно отсутствуют работы или даже отдельные указания, касающиеся эмбриогенеза этих птиц.

Существенной задачей настоящей работы, помимо стремления дать общую картину развития Picidae, является попытка объяснить значение некоторых (смотри ниже) весьма своеобразных моментов в этом развитии. Такое объяснение становится возможным, кроме данных сравнительно-эмбриологического изучения, также на основании сравнительно-анатомического исследования взрослых представителей семейства и изучения их биологических особенностей.

В этой работе я касаюсь развития внешней формы тела дятлов. Предварительно целесообразно дать краткое описание основных стадий онтогенеза дятлов, поскольку такое описание совершенно отсутствует в литературе. Оно не претендует на исчерпывающую полноту и отмечает только наиболее существенное.

Затем я рассматриваю развитие наиболее интересных органов и признаков в онтогенезе дятлов, либо своеобразных для этих птиц, либо имеющих интерес с эволюционной точки зрения. Таковы: развитие обычной птичьей (анизодактильной) и дятловой (зигодактильной) лапы, развитие своеобразной пяточной мозоли и специфического соотношения челюстей клюва, положение носовых отверстий в онтогенезе и развитие нижнечелюстного яйцевого бугорка.

Основной материал для этой работы был собран мной в 1935 и 1936 гг. в Московской области. Кроме того, благодаря любезности проф. Б. С. Матвеева, я имел возможность воспользоваться его эмбриологическими коллекциями.

Изученный материал по дятлам представляется в следующем виде (дано число использованных эмбрионов и постэмбрионов): 1) Dryobates major (L.) (дятел пестрый большой)—эмбрионов 19 и постэмбрионов 17; 2) Leuconotopicus minor (L.) (дятел пестрый малый) —7 и 2; 3) Picus viridis L. (дятел зеленый)—0 и 1; 4) Jynx torquilla L. (вертишейка)—19 и 11. Кроме того, в качестве сравнительного материала были использованы: 5) Coloeus monedula soemmeringii Fisch. (галка)—эмбрионов 4 и постэмбрионов 1; 6) Garrulus glandarius (L.) (сойка)—5 и 3; 7) Passer domesticus (L.) (воробей городской)—0 и 1; 8) Fringilla coelebs L. (зяблик)—3 и 0; 9) Certhia familiaris L. (пищуха)—1 и 0; 10) Poecile borealis Sel—Long (синица-гайка)—12 и 4; 11) Lophophanes cristatus (L.) (синица хохлатая)—0 и 2; 12) Turdus pilaris L. (дрозд-рябинник)—27 и 3; 13) Turdus philomelos Brehm (дрозд-певчий)—13 и 4; 14) Turdus musicus (L.) (дрозд белобровый)—10 и 1; 15) Merula merula (L.) (дрозд черный)—0 и ?; 16) Rulicilla phoenicura (L.) (горихвостка-лысушка)—0 и 2; 17) Muscicapa grisola L. (мухоловка серая) - 3 и 2; 18. Hedymela atricapilla (L.) (мухоловка пестрая)—15 и 4; 19) Tetrastes bonasia L. (рябчик) - 1 и 0; 20) Phasianus colchicus L. (фазан кавказский)—1 и 0. Наконец, материал Б. С. Матвеева состоял из следующих 9 видов: 21) Chroicocephalus ridibundus (L.)—чайка обыкновенная; 22) Lencus argentatus (Gmel)—чайка серебристая; 23) Fulica atra L.—лысуха; 24) Tinnunculus tinnunculus (L.)—пустельга обыкновенная; 25) Ardea cinerea L.—цапля серая; 26) Nycticorax nycticorax (L.)—кваква; 27) Phalacrocorax carbo (L.)—баклан большой; 28) Phalacrocorax pygmaeus (Pall)—баклан малый; 29) Pelecanus crispus Bruch.—Пеликан кудрявый. Таким образом, всего было использовано 29 видов различных птиц.

Настоящая работа проведена в лаборатории эволюционной морфологии Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета. Пользуюсь случаем выразить свою глубокую благодарность моему руководителю проф. Б. С. Матвееву за живое участие и указания в работе, а также проф. В. В. Васнецову и В. Ф. Еремееву за ряд ценных советов. Кроме того, я очень благодарен А. Сергееву за сведения о яйцевых бугорках птиц и К. Благосклонову, доставшему мне некоторые материалы.

2. ИЗБРАННЫЕ СТАДИИ ОНТОГЕНЕЗА ДЯТЛОВ

Основных стадий развития дятлов я намечаю 10; из них 6 падает на эмбриогенез (стадии I—VI) и 4—на постэмбриогенез (стадии VII—X). Описание стадий основано на изучении внешней формы тела в серии онтогенеза Dryobates major и иллюстрировано фотографиями общего вида этих стадий развития (табл. I и II). Кроме того, дается краткое сравнение их с равноценными стадиями онтогенеза Jynx torquilla, так что все они (стадии I—X) действительны для обоих видов.

В тех случаях, когда это возможно, я указываю, какой стадии развития курицы (Gallus domesticus), согласно Кейбелю (1900), приблизительно соответствует данная стадия в развитии дятлов.

К ст. *Л. П. Познанина* «Материалы по онтогенетическому развитию дятлов (Picidae)»

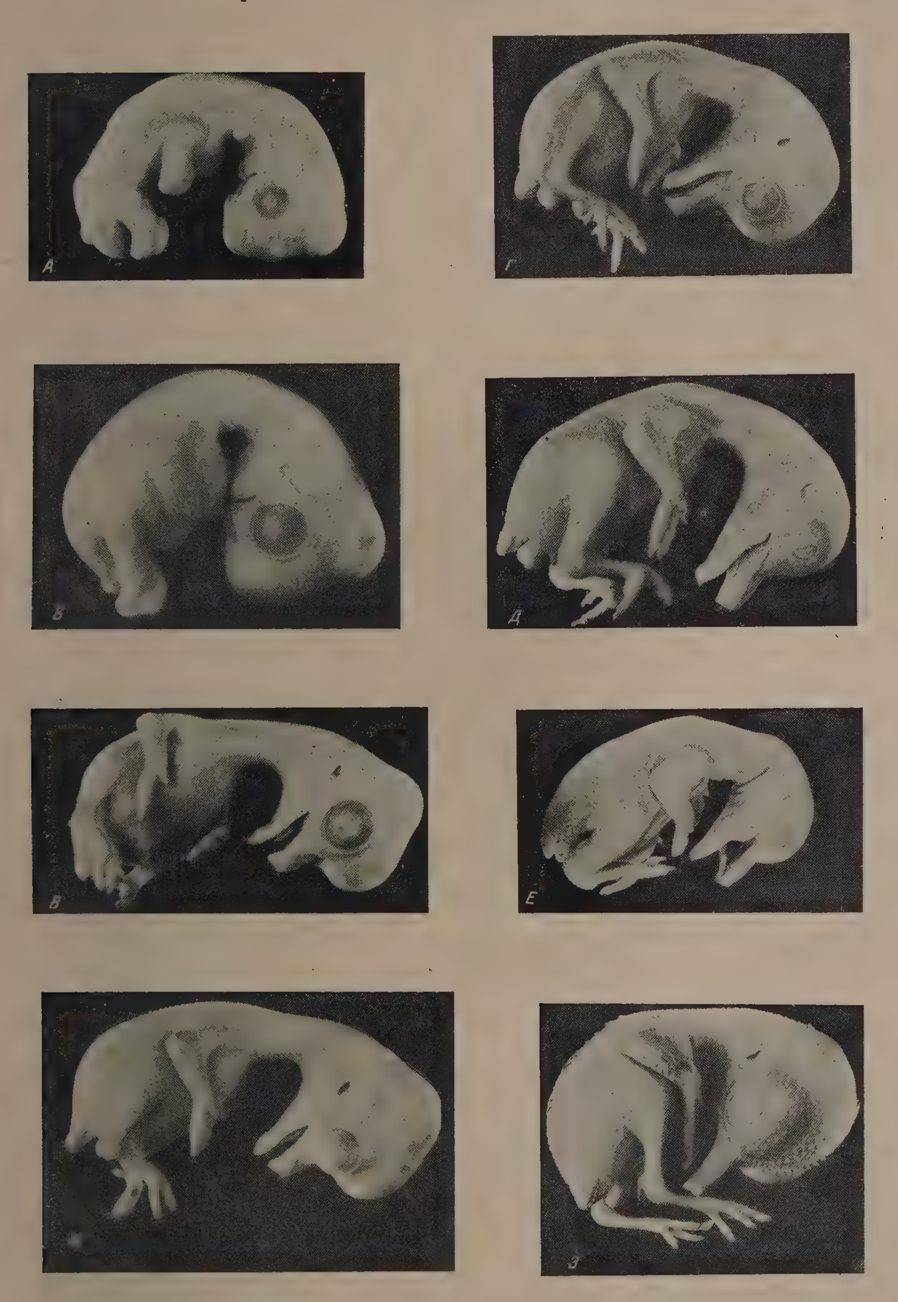


Таблица I. Фотографии эмбрионов дятла *(А — Ж)* и дрозда *(З)*. *А — Е*—шесть последовательных стадий развития Dryobates major: *А* — стадия I, *Б* — стадия II, *В* — стадия III, *Г* — стадия IV, *Д* — стадия V и *Е* — стадия VI. *Ж* и *З*—эмбрионы Dryobates major *(Ж)* и Turdus pilaris *(З)* в момент сформирования анизодактильной лапы

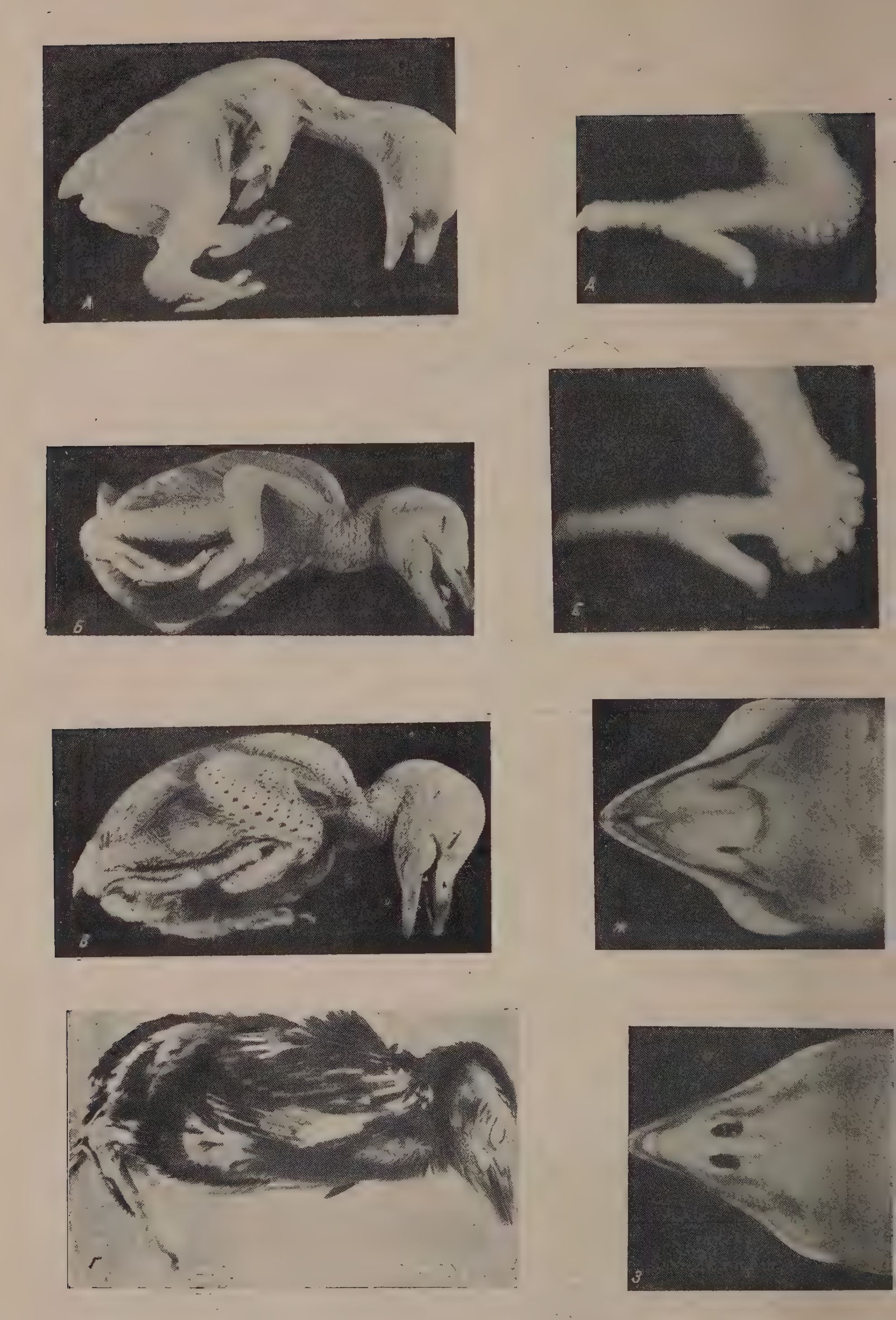


Таблица II. Птенцы дятлов (*А — Г*) и отдельные части их тела (*Д — З*). *А — Г* — четыре последовательных стадии развития Dryobates major: *А* — стадия VII, *Б* — стадия VIII, *В* — стадия IX и *Г* — стадия X. *Д* и *Е* — пяточная мозоль в период своего максимального развития (стадия VII) Dryobates major (*Д*) и Jynx torquilla (*Е*). *Ж* и *З* — клюв Dryobates major (*Ж;* стадия VII — VIII) и Jynx torquilla (*З* стадия VIII) в период максимального развития боковых выростов нижней челюсти

Стадия I (табл. IA)

Приблизительно соответствует эмбриону курицы 5 дней 15 час. (135 часов)

Клюв отсутствует (челюсти еще не сформированы). Пинеальный орган в виде выдающегося бугорка. «Зачатки» жаберных щелей выражены хорошо, особенно у Dryobates. Фаланги пальцев обеих конечностей не обособлены, составляя сплошную пластинку. Их обособление лишь намечается в задней конечности в виде слабых выемок соединяющей их ткани. Хвостовой отдел не укорочен: длинный хвост загибается вентрально. Зачатки птерилий отсутствуют совершенно.

Стадия II (табл. IБ)

Клюв формируется: имеется выдающийся вперед зачаток надклювья, но нижняя челюсть еще отсутствует. Видны зачатки носовых отверстий в виде углублений с нависающими сверху складками. У Dryobates они удалены друг от друга, у Jynx, наоборот, сближены. Пинеальный орган выдающегося бугорка не образует и заметен лишь в виде белого пятнышка. Зачатков жаберных щелей не заметно. Передняя конечность мало отличается от стадии I. Фаланги пальцев задней конечности обособляются более резко (особенно III и IV пальцы). Происходит редукция хвоста. Зачатки птерилий отсутствуют совершенно.

Стадия III (табл. IВ)

Приблизительно соответствует эмбриону курицы 8 дней (192 часа).

Клюв сформирован. У Dryobates нижняя челюсть сильно выдается вперед, у Jynx—слабо. Носовые отверстия имеют то же положение, что на стадии II. Пинеальный орган заметен только у Dryobates; у Jynx отсутствует. Веки (palpebrae) еще отсутствуют. Membrana nicticans видна хорошо. „Зачатки“ жаберных щелей отсутствуют. Передняя конечность в виде вполне сформированного крыла. Фаланги пальцев задней конечности вполне обособились. I палец начинает противопоставляться остальным; при этом он увлекает за собой и II палец, так что происходит как бы группировка пальцев по два (I+II и III+IV), сильнее у Jynx, чем у Dryobates. Хвостовой отдел типично птичий: редукция хвоста вполне закончена. Парная закладка glandula uropygii резче видна у Dryobates. Птерилии развиты. Зачатки рулей выражены сильнее, чем зачатки махов. Туловищные птерилии развиты довольно хорошо, но еще далеко не полностью. Головные птерилии отсутствуют (у Jynx появляются вокруг уха и над глазом).

Стадия IV (табл. IГ)

Приблизительно соответствует эмбриону курицы 10 дней 2 час. (242 часа)

Клюв имеет следующее соотношение челюстей: у Dryobates нижняя челюсть почти не выдается вперед, у Jynx вперед значительно выдается верхняя челюсть. У Dryobates на конце нижней челюсти образуется направленный вверх крючок, чего нет у Jynx. Пинеальный орган у Dryobates в виде светлого пятнышка; у Jynx отсутствует. Начинается образование век: отверстие глаза приобретает овальную форму. Membrana nicticans видна очень хорошо. Расположение пальцев задней конечности уже ближе к зигодактильному типу лапы, особенно у Jynx (у Dryobates IV палец еще значительно оттопырен вбок). Происходит закладка пяточной мозоли: сильнее выражена у Dryobates (внешняя, хотя и слабая бугристость) и гораздо слабее у Jynx (бугорки видны сквозь совершенно гладкий эпидермис). Glandula uropygii (в виде парной крупной ямки) ясно видна у Dryobates и плохо заметна у Jynx. Птерилии развиты хорошо. Зачатки махов второго разряда (antibrachium) развиты сильнее, чем махов первого разряда (manus). Вообще зачатки махов сильнее развиты у Dryobates. Туловищные птерилии развиты сильно, особенно у Dryobates. Головные птерилии развиты сильнее у Dryobates, но в общем слабее, чем туловищные.

Стадия V (табл. IД)

Обе челюсти клюва почти равны между собой по длине (у обоих видов). Крючок на конце нижней челюсти Dryobates развит сильнее, чем на IV стадии; у Jynx отсутствует. Появляются боковые выросты нижней челюсти (равных размеров у обоих видов, но у Jynx в виде более тонкой складки). Пинеальный орган у обоих видов отсутствует. Веки развиты значительно, отверстие глаза становится узким. Membrana nicticans скрыта под веками. Лапа типично зигодактильная, но когти еще в виде совершенно тупых выростов. Пяточная мозоль чрезвычайно сильно развита у Jynx и гораздо слабее у Dryobates. Это дает сильное различие в соотношении голени (tibiotarsus) и цевки (tarsometatarsus) у обоих видов: у Jynx цевка особенно слаба и тонка. Внешнее формирование glandula uropygii закончено. Птерилии начинают исчезать, хотя на крыле развиты еще очень сильно (слабее в проксимальной части его). Туловищные птерилии выражены слабо: еще сохраняются на периферических частях (у хвоста, конечностей и шеи), но в «середине туловища» уже не заметны. Головные птерилии развиты еще хорошо. Характерно появление сильной складчатости кожи, особенно в «середине туловища».

Стадия VI (табл. IE)

Эмбрион не задолго до вылупления. Соотношение длин челюстей одинаково у обоих видов: нижняя челюсть сильно выдается вперед. Крючок на конце нижней челюсти хорошо развит у Dryobates и отсутствует у Jynx. Боковые выросты нижней челюсти очень сильно развиты у первого и слабо—у второй. Общая конфигурация верхней челюсти у обоих видов очень сходна. Веки совершенно закрывают разрез глаза (смыкаются друг с другом). Пяточная мозоль развита еще более сильно, чем на стадии V, причем размер ее у обоих видов почти одинаков. Строение мозоли у Dryobates и Jynx резко различно: у первого она состоит из мелких, а у второго—из очень крупных бугорков—выростов. Птерилии исчезают совершенно, за исключением рулей, махов, некоторых птерилий крыла и головных птерилий, главным образом вокруг глаз (все они выражены очень слабо). Складчатость кожи развита гораздо сильнее, чем на стадии V, распространяясь всюду: на лапы, крылья и часть головы.

Стадия VII (табл. IIA)

Только что вылупившийся птенец. Нижняя челюсть сильно выдается вперед, особенно у Dryobates (у Jynx слабее). Крючок на нижней челюсти Dryobates гораздо меньше, чем на стадии VI. Боковые выросты нижней челюсти развиты одинаково сильно у обоих видов, но у Dryobates они более мясисты. Конфигурация верхней челюсти у обоих видов менее сходна, чем на стадии VI. Верхнечелюстной яйцевой бугорок выражен хорошо (но различен по форме у Jynx и Dryobates), а нижнечелюстной—очень слабо. Пяточная мозоль развита у Dryobates так же, как и на стадии VI, а у Jynx—гораздо сильнее, чем у Dryobates (по общим размерам и диференциации). Птерилии еще менее заметны в тех местах, где сохранялись на стадии VI. Однако совершенно они в этих местах не исчезают. Складчатость кожи развита еще сильнее, чем на стадии VI (очень хорошо видно на рисунке).

Стадия VIII (табл. IIБ)

Нижняя челюсть очень сильно выдается вперед, однако максимальное развитие этого признака уже позади (на стадиях, промежуточных между VII и VIII). Крючок на нижней челюсти Dryobates почти исчез. Боковые выросты нижней челюсти развиты у Dryobates очень сильно (но максимальное развитие их уже позади), а у Jynx, наоборот, слабо. Верхнечелюстной яйцевой бугорок развит, как на стадии VII, а нижнечелюстной выражен гораздо лучше (вообще развит слабее у Jynx). Пяточная мозоль развита слабее, чем на стадии VII, и гораздо сильнее у Jynx, чем у Dryobates. Ее бугорки начинают ороговевать, особенно у Dryobates. Появляются пигментированные зачатки дефинитивных перьев (дефинитивные птерилии), но в общем птенец еще голый. Складчатость кожи гораздо слабее, чем на стадии VII.

Стадия IX (табл. IIВ)

Нижняя челюсть выдается вперед, но слабее, чем на стадии VIII. Крючок на нижней челюсти отсутствует. Боковые выросты нижней челюсти еще очень сильно развиты у Dryobates и весьма слабо у Jynx. Общая конфигурация клюва обоих видов резко различна. Нижнечелюстной яйцевой бугорок развит гораздо слабее, чем на стадии VIII, и исчезает. Пяточная мозоль развита еще слабее, но несколько сильнее у Dryobates, чем у Jynx. Бугорки ее ороговели сильнее. Птерилии развиты сильно: появляются «перья» рулей и махов. Птенец начинает оперяться. Складчатость кожи еще слабее, чем на стадии VIII.

Стадия X (табл. IIГ)

Птенец перед вылетом из дупла. Длины верхней и нижней челюстей сравнялись и даже верхняя чуть чуть выдается вперед (как у adultus). Боковые выросты нижней челюсти развиты еще довольно хорошо (слабее у Jynx). Верхнечелюстной яйцевой бугорок выражен слабо у Dryobates и исчезает у Jynx, нижнечелюстной отсутствует. Пяточная мозоль развита слабо: у Dryobates слабее, чем у Jynx. Ее бугорки ороговели окончательно. Птенец почти оперился, но перья еще коротки.

3. РАЗВИТИЕ АНИЗОДАКТИЛЬНОГО И ЗИГОДАКТИЛЬНОГО ТИПОВ ЛАПЫ

Развития обычного птичьего (анизодактильного) типа лапы я касаюсь лишь потому, что ниже мы убедимся в наличии определенного соотношения его с развитием специального дятлового типа лапы.

Как и следовало ожидать, на ранней стадии эмбриогенеза (стадия I) лапа представляет собой относительно индиферентный зачаток в виде сплошной, четырехугольной пластинки, положение от-

дельных пальцев в которой снаружи определяется лишь соответствующими углами ее, а все они, лежа в общем вместе, направлены более или менее вперед.

Дальше происходит обособление отдельных зачатков пальцев, причем соединяющая их «перепонка» редуцируется путем образования и прогрессивного углубления выемок в ее краях. Впрочем, вернее, что здесь происходит и редукция перепонки, и рост самих зачатков пальцев.

Интересно заметить, что при этом первым обособляется IV палец, а не I, как следовало ожидать для птиц. Так, на стадии II перепонка между III и IV пальцами уже имеет выемку, тогда как края ее между другими пальцами почти ровные, что имеет место одинаково у обоих видов (Dryobates major и Jynx torquilla). Вообще установлено, что в эмбриональном развитии у Sauropsida (A. N. Sewertzoff, 1908) и млекопитающих диференциация III и IV пальцев происходит раньше, чем I и II. Кроме того, у дрозда (Turdus pilaris) я должен был констатировать приблизительно то же самое, что и у Picidae. Таким образом, можно считать это явление характерным для птиц вообще, как и для всех Sauropsida.

Далее происходит прогрессивное обособление I пальца и постепенное противопоставление его остальным, путем отхождения назад. Интересно, что здесь намечается как бы разделение всех 4 пальцев лапы на две половины. II палец отходит вслед за I, а III и IV остаются сближенными. Таким образом, промежуток между II и III пальцами увеличивается, и вся лапа несколько напоминает лапу взрослого стрижа (Cypselus apus L.), т. е. лапу пампродактильного типа (около стадии III). Наиболее сильно это выражено у Jynx, слабее у Dryobates и опять резко у Turdus pilaris. Однако такое положение пальцев существует лишь очень недолго, так как дальнейшее разделение III и IV пальцев и отхождение I пальца назад нарушает картину их попарного расхождения. В конечном итоге наступает момент, когда I палец резко противопоставляется всем остальным (рис. 1Б; здесь, однако, уже значительно обособился и IV палец), и мы имеем сформированную лапу анизодактильного типа.

О развитии лапы зигодактильного типа отдельные замечания делает Браун (1882), по существу отмечающий лишь, что у Melopsittacus undulatus Sh. (волнистый попугай) имеет место рекапитуляция анизодактильного типа лапы; при этом он подтверждает данные Нейберта (1877), что у попугая (повидимому, того же вида) и кукушки (Cuculus) формирование зигодактильной лапы происходит вначале постэмбриогенеза. Именно, «большинство эмбрионов имеют три пальца обращенными вперед, и один палец—назад; то же самое показывают и только что выведшиеся животные» (Braun, l. c., стр. 179). Однако,— говорит он, — имеются исключения: у некоторых эмбрионов зигодактиальная лапа развивается очень рано.

Кейбель (1906) приводит два не совсем ясных рисунка внешнего вида зигодактильной лапы Melopsittacus undulatus во время ее формирования и, упоминая ту же работу Брауна (l. c.) и других авторов, говорит, что «лазательная нога волнистого попугая начинает образовываться уже в эмбриональной жизни» (стр. 106), иллюстрацией чего и должны служить приводимые им рисунки. Таким образом, мы не имеем возможности окончательно заключить о времени формирования зигодактильной лапы у попугаев (а также и кукушек).

Никаких литературных указаний на процесс развития этой лапы у Picidae мне обнаружить не удалось, если не считать совершенно неверного замечания Соболева (1898). Этот автор (стр. 26) говорит, что «у зародышей и только что вылупившихся из яиц дятлов наружный передний палец бывает всегда направлен... вперед; в первые дни... он может быть направлен то вперед, то назад», а ко времени окончания оперения уже постоянно направлен назад.

Развитие лапы зигодактильного типа начинается на довольно ранних стадиях эмбриогенеза и происходит достаточно быстро. Рис. 1 дает ряд стадий развития лапы Dryobates major, изображенной с вентральной стороны (А—Г). На изображениях А, Б и Г представлена правая, а на изображении В—левая лапа. На рис. 1 А мы ви-

дим еще процесс образования анизодактильной лапы, но IV палец уже начинает обособляться (стадия III). Далее (рис. 1 Б) обособление IV пальца еще увеличивается (на рисунке он расположен вертикально к наблюдателю), а на рис. 1 В (стадия IV) лапа уже теряет анизодактильное строение и является переходной к зигодактильному типу. Позднее (рис. 1 Г) происходит дальнейшее сдвигание IV пальца назад и основание его лежит уже очень близко от основания I пальца. Этим и заканчивается формирование лапы зигодактильного типа и в процессе всего дальнейшего онтогенеза не происходит никаких существенных изменений ни в положении, ни в соотношении длин отдельных пальцев.

Таким образом, окончательное сформирование лапы зигодактильного типа у дятлов происходит еще в период эмбриогенеза, задолго до момента вылупления (между стадиями IV и V).

Замечательным является то обстоятельство, что окончательное сформирование анизодактильной лапы у Picidae происходит гораздо раньше, чем у «обычных» птиц (например, у дроздов). На табл. I внизу даны фотографии эмбрионов Dryobates major (табл. IЖ) и Turdus pilaris (табл. IЗ) в момент окончательного сформирования

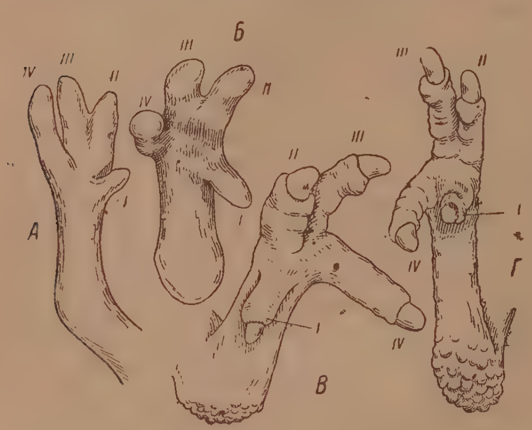


Рис. 1. Развитие лапы Dryobates major. *А* — стадия III, *Б* — стадия III—IV, *В*—стадия IV и *Г*—стадия IV—V. Пальцы лапы (I—IV). Видна пяточная мозоль (В и Г)

у обоих видов анизодактильной лапы. При сравнении этих фотографий сразу бросается в глаза, что эмбрион Turdus pilaris гораздо старше, чем эмбрион Dryobates. Следовательно, у второго образование анизодактильной лапы произошло гораздо раньше, чем у первого.

Объяснение этого обстоятельства мы находим в процессе дальнейшего развития лап обоих видов. Если у дрозда все дальнейшее развитие лапы сводится по существу лишь к росту ее (так как анизодактильная лапа является для него дефинитивной), то у Dryobates (как и у всех других представителей Picidae) это развитие состоит в дальнейшем коренном преобразовании всей лапы в результате развития зигодактильного типа с целым рядом присущих ему глубоких внутренних изменений строения. Вот этот-то сложный процесс развития лапы вторичного, зигодактильного типа и является, на мой взляд, причиной, «сдвигающей» образование анизодактильной лапы на более ранние стадии.

В результате всего изложенного я прихожу к следующим выводам.

1. Несмотря на то, что почти одновременно с окончательным оформлением лапы анизодактильного типа у дятлов начинается развитие зигодактильной лапы, мы можем считать развитие анизодактильной лапы т и п и ч н о й р е к а п и т у л я ц и е й б о л е е п р и м и-

тивного, свойственного всему классу птиц вообще типа лапы.

2. Эта рекапитуляция, в связи со сложным процессом дальнейшего развития, происходит у дятлов на более ранних стадиях, а следовательно, развитие лапы зигодактильного типа является причиной акцелерации (онтогенетического ускорения) в развитии анизодактильной лапы.

4. ПЯТОЧНАЯ МОЗОЛЬ PICIDAE

а) Развитие пяточной мозоли

В эмбрио- и постэмбриогенезе дятлов имеет место развитие особого образования, совершенно не свойственного другим птицам,— это своеобразные выросты, развитые чрезвычайно сильно на определенных стадиях онтогенеза, впоследствии сходные с чешуями и располагающиеся сзади на интертарзальном суставе. Благодаря положению, функциональному значению и соображениям относительно происхождения этого образования я называю его «пяточной мозолью».

Гюнтер (1890) впервые нашел пяточную мозоль у двухдневных птенцов вертишейки (Jynx torquilla); давая очень краткое ее описание, он говорит, что «дермальные сосочки», из которых состоит это образование, позже «образуют маленькие плоские чешуйки в покрове пятки».

Стонгам (1909), ссылаясь на Гюнтера (l. c.), отмечает наличие пяточной мозоли у Picus viridis, говоря, что «у зеленого дятла имеются пяточные подушечки, в точности одинаковые с таковыми, описанными Гюнтером у вертишейки». Он предполагает наличие этого образования также у Dryobates major и Leuconotopicus minor.

Наконец, Штреземан (1927—1934) говорит, что «у птенцов многих дупляночников (Höhlenbrüter)» появляются чешуи, которые «находятся на вентральной стороне интертарзального сочленения и развились в бугорки, шипы или роговые зубья». И далее: «Своего наиболее совершенного развития эти пяточные чешуи достигают у Rhamphastidae, Capitonidae и Picidae; вскоре после покидания гнезда, они отпадают» (стр. 38). Автор приводит рисунок пяточной мозоли у представителя Capitonidae— Cyanops faiosticta Temm.

Никто из этих авторов не дает картины развития пяточной мозоли и совершенно не упоминает о том, имеет ли место это образование в эмбриогенезе.

Мной было изучено развитие пяточной мозоли двух видов Picidae—Dryobates major и Jynx torquilla—на полных сериях онтогенеза этих птиц, а для сравнения использована серия онтогенеза дрозда (Turdus pilaris).

Пяточная мозоль закладывается в эмбриогенезе довольно рано. Впервые она возникает на IV стадии и выражена здесь несколько сильнее у Dryobates, чем у Jynx. На этой стадии пяточная мозоль представляет собой ряд мелких бугорков, внешне очень сходных с бугорками пуховых птерилий. Интересно, что в момент самого начала закладки эти бугорки еще не выдаются над поверхностью кожи, а находятся внутри, под совершенно гладким эпидермисом, что удалось наблюдать при сильном освещении у Jynx. Это указывает на то, что бугорки пяточной мозоли не представляют собой лишь эпидермальные выросты, а в построении их участвуют также и глубокие слои кожи (cutis).

На рис. 2 и табл. II (Д, Е) изображены серии развития пяточной мозоли обоих видов, причем подобраны по возможности равные стадии развития. Рис. 2 А, табл. IIД и рис. 2 Б дают серию для Dryobates major, а рис. 2В, табл. IIЕ и рис. 2 Г—для Jynx torquilla. На всех рисунках дается изображение левой лапы сбоку. На рис. 2, А и 2, В представлены лапы эмбрионов, на остальных—лапы птенцов.

Сравнивая рисунки внутри каждой серии, мы видим, что наивысшего развития пяточная мозоль Picidae достигает на первых, самых ранних стадиях постэмбриогенеза (стадия VII, табл. IIД и Е); но и на последней стадии эмбриогенеза (стадия VI) она развита уже очень сильно, немногим не достигая своего максимального развития.

В начале развития бугорки, слагающие пяточную мозоль, относительно мелки (рис. 2 А и В), а в период наиболее сильного развития мозоли (в смысле занимаемого ею пространства) они достигают наиболее значительной величины, принимая вид крупных мешкообразных кожных выростов (табл. IIД и Е). Таким образом, с развитием мозоли, образования новых бугорков не происходит, а рост всей мозоли идет за счет увеличения каждого бугорка в отдельности. В дальнейшем происходит постепенное уменьшение бугорков, равно как и всей мозоли (рис. 2, Б и Г), так что, в конце концов, пяточная мозоль как таковая исчезает, а бугорки превращаются в слабые чешуйки, покрывающие пяточную область взрослых форм. Однако у уже оперившихся птенцов перед самым вылетом из дупла (стадия X) мы еще находим, хотя и слабые, остатки пяточной мозоли (табл. IIГ).



Рис. 2. Развитие пяточной мозоли Picidae. Пяточная мозоль Dryob. major (*А*, *Б*) и Jynx torquilla (*В*, *Г*). *А* и *В*—формирование мозоли в эмбриогенезе (стадия IV — V), *Б* и *Г* — начало ее редукции, *Б*—стадия VII—VIII, *Г* — стадия VIII

Очень важным является то обстоятельство, что бугорки пяточной мозоли с момента своего возникновения и в течение всего прогрессивного развития являются мягкими кожными образованиями, постепенно ороговевающими лишь во время своего уменьшения и редукции.

Сравнивая развитие пяточной мозоли у Dryobates и Jynx, мы находим значительную разницу между этими видами. Гораздо сильнее пяточная мозоль развита у Jynx. Во-первых, она здесь относительно гораздо большей величины, а во-вторых (и это самое главное), кожные выросты, ее составляющие, несравненно более крупны и малочисленны, чем у Dryobates, что становится ясным из сравнения фотографий табл. IIД и Е. Последнее обстоятельство и определяет различие в общем характере мозоли у этих видов. Если у Dryobates она выпуклая и постепенно переходит на своих краях путем уменьшения размера бугорков в окружающую ее ткань, то у Jynx она почти совершенно плоская и резко отграничена по своему краю. Здесь имеет значение также и тот факт, что у первого вида наи-

более крупные бугорки располагаются в центре, чего не наблюдается у второго.

Все это говорит о значительном различии пяточной мозоли в двух подсемействах дятлов (Picinae и Jynginae), что заставляет сомневаться в справедливости мнения Стонгама (l. c.) об идентичности ее у Picus viridis и Jynx torquilla.

Наконец, рассматривая серию онтогенеза дрозда (Turdus pilaris), мы видим полное отсутствие пяточной мозоли с начала и до конца эмбриогенеза этого вида; то же самое относится к постэмбриогенезу. Только в самом конце эмбриогенеза замечается некоторая морщинистость кожи в области пяточной мозоли, которая совершенно не дает образований, подобных бугоркам у Picidae, и свойственна также развитию прочих птиц.

Я счел необходимым просмотреть ряд видов птиц (представителей различных систематических групп) с точки зрения наличия пяточной мозоли. Были просмотрены эмбрионы и птенцы различных стадий развития следующих видов: 1) Coloeus monedula, 2) Garrulus glandarius, 3) Passer domesticus, 4) Fringilla coelebs, 5) Certhia familiaris, 6) Poecile borealis, 7) Lophophanes cristatus, 8) Turdus pilaris, 9) Merula merula, 10) Ruticilla phoenicura, 11) Muscicapa grisola, 12) Hedymela atricapilla, 13) Phasianus colchicus, 14) Chroicocephalus ridibundus, 15) Lencus argentatus, 16) Fulica atra, 17) Tinnunculus tinnunculus, 18) Ardea cinerea, 19) Nycticorax nycticorax, 20) Phalacrocorax carbo, 21) Phalacrocorax pygmaeus, 22) Pelecanus crispus.

Полные серии онтогенеза я имел по последним 9 видам; по остальным—материал был менее полным, но всегда (за исключением Fringilla coelebs) имелись стадии развития, соответствующие времени уже достаточно сильно выявленной мозоли у Picidae.

Из этого списка наибольшего внимания заслуживают виды, гнездящиеся в дуплах. К таковым относятся: Coloeus monedula (галка), Hedymela atricapilla (мухоловка пестрая), Poecile borealis (синица серая, гаичка), Lophophanes cristatus (синица хохлатая) и Certhia familiaris (пищуха). Просмотр всех 22 видов показал, что ни у одного из них не наблюдается развития пяточной мозоли. Это относится и к перечисленным дупляночникам. Последнее указывает на то, что говорить о наличии пяточной мозоли у «многих дупляночников», как это делает Штреземан (1. c.), не приходится, так как к таким дупляночникам у нас относятся лишь представители Picidae.

Замечу, что пяточная мозоль, сходная с таковой Dryobates major, найдена мной и у Leuconotopicus minor.

Развитие пяточной мозоли дятлов накладывает резкий отпечаток на общую морфологию задней конечности этих птиц в течение онтогенеза. В период максимального развития мозоли задняя конечность наиболее деформируется, что выражается в отставании роста цевки (tarsometatarsus), особенно у Jynx (см. табл. IIE) и, повидимому, является следствием чрезвычайно сильного развития пяточной мозоли.

б) Биологическое и филогенетическое значение пяточной мозоли

Пытаясь объяснить значение пяточной мозоли дятлов, все цитированные выше авторы считают ее приспособлением к птенцовой жизни. Так, Штреземан (1927—1934) говорит, что пяточную мозоль слагают «бугорки, шипы или роговые зубья, на которых покоится тяжесть тела птенцов и с помощью которых они могут подниматься по внутренней стенке дупла до летка». Однако такое утверждение мне кажется преждевременным.

Относительно эволюционного значения пяточной мозоли Picidae мы можем допустить два предположения: 1) пяточная мозоль есть приспособление к птенцовой жизни и 2) она рекапитулирует орган, функционировавший и у взрослых предков, которым он служил для лазания по вертикальным поверхностям. Разберем каждое из них.

Приняв, что пяточная мозоль служит птенцам для поднимания по вертикальной стенке дупла к летку (как думает Штреземан), мы можем говорить о ее значении в двух возможных случаях: 1) при поднимании к летку молодого птенца с целью захвата приносимой родителями пищи и 2) при поднимании к летку с той же целью птенца более взрослого или совсем взрослого, стремящегося к вылету из дупла. Отсутствие какого-либо значения пяточной мозоли в первом случае, как и большая сомнительность самого этого случая, доказывается следующими обстоятельствами: а) в первое время птенцы дятлов слепы, что на мой взгляд исключает возможность лазания в этом периоде, б) резкое своеобразие строения челюстей клюва в первой половине постэмбриогенеза (о чем речь будет ниже) является приспособлением к улавливанию пищи, падающей сверху, а не к непосредственному хватанию ее (подпрыгивание птенцов мало характерно для этого периода; см. ниже), что также противоречит возможности лазания птенцов в этом периоде, и в) самое главное, что у молодых птенцов пяточная мозоль состоит из совершенно мягких кожных выростов (начинающих отвердевать лишь с появлением оперения), а следовательно, совершенно не пригодна для лазания.

При поднимании к летку более взрослого или совсем взрослого птенца пяточная мозоль также не имеет значения, так как наблюдения показывают, что птенец в этом периоде поднимается к летку путем подпрыгивания (см. ниже), а отнюдь не лазания по стенке дупла. К тому же сама пяточная мозоль (что очень важно), ороговевая, претерпевает в это время редукцию. Надо также иметь в виду, что взрослые птенцы других дупляночников, не обладая пяточной мозолью, легко поднимаются к летку, чтобы покинуть дупло. Итак, несостоятельность обоих случаев, а следовательно, и точки зрения Штреземана, считающего пяточную мозоль приспособлением к лазанию по вертикальным стенкам дупла, может считаться доказанной.

Это заставляет нас искать другое объяснение развитию пяточной мозоли и связывать ее с биологической особенностью подпрыгивания птенцов. Такая своеобразная особенность наблюдалась мной только у птенцов дятлов и, видимо, характерна для них. Наблюдения относятся к Dryobates major, у которого птенцы, уже более или менее подросшие, но еще не оперившиеся, в момент приноса корма родителями (затемнение летка может быть произведено искусственно) начинают подпрыгивать в дупле, стремясь захватить этот корм (при этом птенец издает характерный крик). Сначала такие подпрыгивания незначительны, но впоследствии, с подрастанием и оперением птенцов, они усиливаются, так что взрослые птенцы, подпрыгивая, достигают часто самого летка.

В связи с относительно слабым развитием цевки у птенцов дятлов (особенно на ранних стадиях) можно думать, что такое подпрыгивание происходит главным образом при помощи движения голени относительно бедра, т. е. резкого разгибания ноги в коленном суставе. При этом точкой опоры о дно дупла служит интертарзальный сустав, т. е. как раз место образования пяточной мозоли. Отсюда весьма вероятно, что развитие пяточной мозоли дятлов связано с этой биологической особенностью их птенцов, хотя полное ее отсутствие у других дупляночников заставляет еще несколько сом-

неваться (до тех пор, пока окончательно не установлено отсутствие подпрыгивания птенцов у этих птиц) в ее значении как постэмбриоадаптации. Однако максимальное развитие пяточной мозоли падает как раз на то время (первые стадии постэмбриогенеза), когда птенцы дятлов, видимо, еще не могут подпрыгивать в дупле или, в крайнем случае, только начинают это делать. В период же максимального развития этой биологической особенности (вторая половина постэмбриогенеза) пяточная мозоль хотя и ороговевает, но уже значительно редуцируется. Понятно, что в данном случае функцией органа в период его редукции не может быть объяснено его мощное развитие в более ранний период.

Итак, значение пяточной мозоли как органа, связанного с биологической особенностью подпрыгивания птенцов дятлов, вполне вероятно, но в то же время не может объяснить мощного развития этого органа в его «дофункциональном» периоде. Следовательно, значение пяточной мозоли как постэмбриоадаптации не есть единственная причина ее развития.

Переходим к предположению, считающему, что пяточная мозоль рекапитулирует соответствующий орган, функционировавший и у взрослых предков дятлов. Существенным условием его является то, что возможность функционирования пяточной мозоли наступает лишь в период редукции этого образования. Это позволяет нам сказать, что при справедливости заключения о постэмбриональной функции мозоли взгляд на нее как на результат подобной рекапитуляции остается в силе.

Сравнительно-анатомическое изучение группы дятлов позволило мне установить, что первым изменением «дятлового типа» у предков Picidae было приспособление к лазанию по вертикальным поверхностям. Это приспособление было связано с изменением строения лапы (преобразование обычной зигодактильной лапы в лапу дятлового типа) и хвоста (образование опорного хвоста).

Надо думать, что в самом начале эволюции семейства Picidae (а возможно и более крупной группы) лапа уже была зигодактильного типа, так как она характерна (по Штейнбахеру, 1935) не только для Picidae, но и для всего подотряда Picoidea, подотрядов Galbuloidea (жакмары) и Cuculoidea (кукушки), а также отряда попугаев (Psittaci). Пяточная же мозоль у птенцов известна (по Штреземану, l. c.) только для Picoidea (и то, повидимому, за исключением семейства Indicatoridae). Значит зигодактильная лапа является признаком более общим, а, следовательно, в нашем случае, вероятно, и более древним, чем пяточная мозоль. Другое дело — опорный хвост. Он характерен лишь для собственно дятлов (Picinae), а также, повидимому (на основании сравнительно-анатомического изучения дятлов; Познанин), был характерен для Jynginae. Таким образом, это — признак более частный и более молодой, чем пяточная мозоль.

Как я сказал, с переходом предков дятлов к лазанию по вертикальным стволам, происходило изменение в строении лапы и образование опорного хвоста. Эти преобразования в строении тела дятлов настолько значительны, что могли выработаться лишь в течение длительного процесса эволюции. Поэтому в начале эволюции семейства опорный хвост, видимо, еще отсутствовал, а лапа не имела специальных приспособлений (Sperrforrichtungen; Scharnke, 1930), делающих более эффективным так называемое «когтелазание» (Krallenklettern; Böker, 1935) современных дятлов. Отсутствие же опорного хвоста и несовершенство лапы, как показали специальные биологические наблюдения (Познанин), вызывают необходимость (при лазании дятла по вертикальной поверхности) опоры на пятку. Так, взрослый птенец дятла (опыты 1937 г.), свободно лазающий,

не опираясь на пятки, при удалении хвоста принужден опираться на них. Кроме того, более молодой птенец с еще слабыми лапами (что равно в данном случае несовершенству лапы) также опирается на пятки. Все это позволяет думать, что предки дятлов при лазании по вертикальным поверхностям, вероятно, опирались также на цевку, главным образом на заднюю ее часть, т. е. на пятку (так как передняя часть цевки всегда приподнята — наличие пальцев лапы). С этой биологической особенностью предков дятлов и было, повидимому, связано развитие у них пяточной мозоли, которая препятствовала скольжению лапы вниз по вертикальной поверхности.

Итак, пяточная мозоль предков Picidae биологически заменяла опорный хвост и совершенство дятловой лапы (так как наличие зигодактильной лапы еще вовсе не означает наличия лапы дятлового типа; последняя отличается целым рядом дальнейших существенных усовершенствований; Scharnke, 1930). Надо думать, что основной причиной развития пяточной мозоли явилось именно отсутствие опорного хвоста и в дальнейшем с его развитием (и усовершенствованием лазательной лапы) происходило ослабление, а затем и полное исчезновение опоры на пятку, что мы и видим у современных дятлов. В связи с этим происходила редукция пяточной мозоли, вплоть до полного ее исчезновения во взрослом состоянии. У современных форм она сохранилась лишь в процессе эмбрио- и постэмбриогенеза, приобретя здесь новое биологическое значение постэмбриоадаптации.

Что касается возражений против такого толкования пяточной мозоли то первое из них состоит в следующем. Раз пяточная мозоль найдена не только у Picidae, но и у Rhamphastidae и Capitonidae, то, следовательно, предки этих последних также в свое время лазали по вертикальным стволам, чего совершенно нельзя сказать про современных птиц, являющихся, подобно вертишейкам, мало подвижными птицами (G. Steinbacher, 1935). Чтобы считать все наши рассуждения правильными, мы должны допустить, что Rhamphastidae и Capitonidae вторично потеряли способность лазания по вертикальным стволам. Поскольку это вполне вероятно для Jynginae (Познанин), такое допущение может быть и возможно, однако подтверждение его можно найти только в результате специального изучения хвостовой области этих птиц.

Второе возражение против толкования пяточной мозоли как результата рекапитуляции основывается на том, что она отсутствует у взрослых форм некоторых современных птиц даже с анизодактильной лапой, лазающих по вертикальным поверхностям и не обладающих опорным хвостом (таков поползень — Sitta). Однако отсутствие пяточной мозоли у Sitta вполне объясняется его биологией, весьма отличной от биологии дятлов. Тогда как дятлы, передвигаясь по вертикальным поверхностям, держат тело почти исключительно вертикально (причем головой вверх), для поползня это совсем не характерно. Он лазает «как попало», держа тело то горизонтально (боком), то «по-дятловому», то наоборот (головой вниз). Это показывает, что тогда как для дятлов опорный хвост (а следовательно, в свое время и пяточная мозоль) имеет большое значение, для поползня в результате непостоянства положения его тела это значение отпадает, а вместе с тем отсутствует и необходимость в пяточной мозоли.

Коренное различие между дятлами и поползнем выражается также в том, что последний обладает анизодактильной лапой. Как показал Шарнке (l. c.), это объясняется весьма незначительным весом тела Sitta, благодаря чему его лапа может служить для когтелазания, не имея специальных приспособлений (Sperrforrichtungen).

Подводя итог всему изложенному, мы можем сказать, что пяточная мозоль птенцов Picidae является, с одной стороны, постэмбриоадаптацией — приспособлением к подпрыгиванию птенцов дятлов в дупле, для захвата приносимой родителями пищи, а с другой — она рекапитулирует пяточную мозоль, функционировавшую и у взрослых предков дятлов (служившую им органом, помогающим при лазании по вертикальным поверхностям).

5. ОНТОГЕНЕЗ ЧЕЛЮСТЕЙ КЛЮВА PICIDAE

Изучая серии онтогенетического развития дятлов, мне удалось констатировать, что соотношение длин челюстей в течение эмбрио- и постэмбриогенеза резко изменяется по сравнению с их отношением у взрослых форм, причем в обратном направлении, чем у других птиц. Это чрезвычайно резко бросающееся в глаза обстоятельство, до сих пор совершенно не отмечалось в литературе[1].

Так, Гюнтер (1890), описавший впервые пяточную мозоль дятлов, дает рисунок двухдневного птенца Jynx tarquilla, на котором прекрасно видно характерное для Picidae соотношение челюстей (короткая верхняя челюсть), о чем, однако, автор ни словом не упоминает в тексте.

Особенность развития клюва у дятлов состоит в резком отставании роста верхней челюсти что имеет место как у Picinae (Dryobates), так и у Jynginae (Jynx).

Рис. 3 изображает серии развития соотношения челюстей клюва у Dryobates major (*А—В*) и Jynx torquilla (*Г—Е*). В табл. II даны фотографии клюва Dryobates (*Ж*) и Jynx (*З*) сверху.

У Dryobates обе челюсти закладываются нормально, как и у всех птиц: верхняя челюсть выдается вперед (стадия II). Но уже очень скоро соотношение челюстей изменяется: нижняя челюсть быстро достигает длины верхней челюсти, а затем начинает выдаваться вперед, приблизительно на $^1/_4$ длины последней (стадии III; рис. 3, *А*). В дальнейшем развитии, однако, длины челюстей опять начинают сравниваться, что достигает своего максимума между IV и V стадиями, когда нижняя челюсть уже почти не выдается вперед (рис. 3, *Б*). Далее нижняя челюсть вторично развивается быстрее верхней и соотношение челюстей нарушается в том же направлении. Перед самым вылуплением (стадия VI) нижняя челюсть уже значительно выдается вперед, но наибольшего развития это специфическое соотношение достигает на первых стадиях постэмбриогенеза (между стадиями VII и VIII), когда нижняя челюсть выдается вперед приблизительно на $^1/_3$ длины верхней, что очень хорошо видно на рис. 3, *В* и табл. II, *Ж*. С течением птенцовой жизни происходит вторичное, и на этот раз окончательное, сравнивание длин челюстей, что достигается еще до вылета из гнезда, на стадии X (табл. II, *Г*). Здесь верхняя челюсть уже чуть-чуть длиннее нижней, что характерно для взрослых дятлов, как и для всех птиц вообще.

У Jynx развитие этого признака следует в общем по тому же пути, однако здесь мы находим значительные отличия. Основное из них — менее сильное отставание в развитии верхней челюсти, что создает общую, менее резкую картину. Даже на первых стадиях

---

[1] Уже после того, как настоящая работа была подготовлена к печати, появилась работа Красовского (1936), дающая развернутое изложение его более ранней статьи (Krassowsky, 1936). В этой работе автор отмечает своеобразное соотношение челюстей у молодых птенцов дятлов, давая фотографию клюва Dryobates major. Он приписывает этому соотношению значение приспособления к принятию пищи. Разбирая морфологию черепа дятлов, автор рассматривает также развитие его в постэмбриогенезе, однако совершенно не касаясь эмбриогенеза дятлов.

постэмбриогенеза различие в длине челюстей не достигает такой величины, как у Dryobates. Закладка челюстей происходит, как и у последнего (стадия II), но дальше нижняя челюсть не обгоняет верхнюю в росте, а челюсти лишь сравниваются (стадия III; рис. 3, *Г*). Затем верхняя челюсть опять развивается быстрее и на стадии, когда у Dryobates челюсти почти равны, у Jynx верхняя челюсть значительно выдается вперед (рис. 3, *Д*). Таким образом, на этой стадии имеется «нормальное» птичье соотношение. Однако дальше происходит тот же процесс, что и у Dryobates: верхняя челюсть прогрессивно отстает в росте, что достигает своего максимума на первых стадиях постэмбриогенеза (стадия VIII; рис. 3, *Е* и табл. II, *З*). Наконец, на стадии X челюсти совсем сравниваются и верхняя чуть выдается вперед.

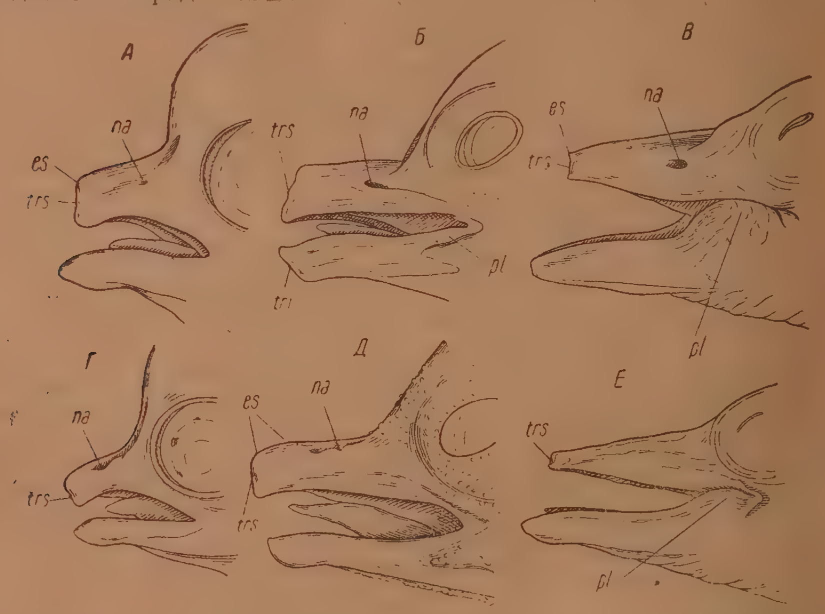


Рис. 3. Развитие челюстей клюва Picidae; *А—В*—клюв Dryobates major; *Г—Е*—клюв Jynx torquilla; *А*, *Г*—стадия III; *Б*, *Д*—стадия IV—V; *В*—стадия VII — VIII; *Е* — стадия VIII; *es*—верхнечелюстный яйцевой бугорок; *na*—носовые отверстия; *pl*—боковые выросты нижней челюсти; *tri*—терминальный срез нижней челюсти; *trs*—терминальный срез верхней челюсти

Мы видим, что у обоих видов развитие соотношения челюстей слагается как бы из двух фаз. Первая более краткая и более слабо выраженная фаза имеет место в раннем эмбриогенезе (рис. 3, *А* и *Г*), вторая, более сильно выраженная, растягивается на весь конец эмбриогенеза и большую часть постэмбриогенеза, достигая максимума в начале последнего. У Jynx первая фаза выражена чрезвычайно слабо (что заставляет вообще несколько сомневаться в наличии этой фазы у данного вида), а вторая фаза — значительно слабее, чем у Dryobates.

Как упоминалось, в онтогенезе прочих птиц имеет место обратное соотношение челюстей. У дроздов (Turdidae) мы находим следующее. В эмбриогенезе Turdus pilaris с самого момента закладки челюстей нижняя челюсть отстает в росте от верхней. Прогрессивно развиваясь, это соотношение достигает своего максимума на поздних стадиях эмбриогенеза, когда верхняя челюсть чрезвычайно резко

выдается вперед, что мы видим на рис. 4, изображающем клюв позднего эмбриона. Но на самых последних стадиях очень быстро челюсти сравниваются так, что верхняя челюсть остается лишь чуть длиннее нижней. Это же мы имеем и на первой стадии постэмбриогенеза. Тем не менее немного позднее появляется как бы намек на соотношение челюстей у дятлов: верхняя челюсть чуть-чуть отстает в росте от нижней и последняя несколько выдается вперед, причем такое соотношение сохраняется очень недолго и заменяется прежним. Последнее характерно для всего остального постэмбриогенеза и остается во взрослом состоянии.

Положение, описанное мной для эмбриогенеза Turdus pilaris, я нашел выраженным более или менее одинаково также у следующих видов: 1)* Coloeus monedula, 2)* Garrulus glandarius, 3) *Passer domesticus, 4)* Fringilla coelebs, 5)* Certhia familiaris, 6) Poecile borealis, 7) Turdus musicus, 8)* Muscicapa grisola, 9) Hedymela atricapilla, 10) Chroicocephalus ridibundus, 11) Lencus argentatus, 12) Fulica arta, 13)* Tinnunculus tinnunculus, 14) Ardea cinerea, 15) Nycticorax nycticorax, 16) Phalacrocorax carbo, 17) Phalacrocorax pygmaeus, 18) Pelecanus crispus.

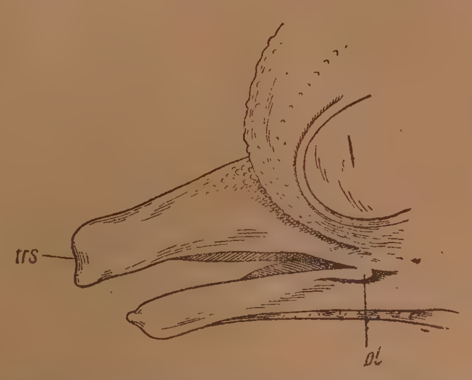


Рис. 4. Соотношение челюстей клюва у дрозда (Turdus pilaris). Клюв позднего эмбриона Обозначения, как на рис. 3

Из них у видов, помеченных звездочкой, я не имел возможности более или менее полно просмотреть весь эмбриогенез, так как имел в распоряжении лишь последние стадии его. Эти стадии оказались очень сходными с таковыми Turdus pilaris, без всяких признаков дятлового соотношения челюстей, что позволяет предполагать о «нормальном» их развитии в более ранний период.

Эволюционное объяснение своеобразного соотношения челюстей у Picidae представляет ряд трудностей.

Объяснить его рекапитуляцией состояния, имевшего функциональное значение у взрослых предков, мне кажется совершенно невозможным. Чрезвычайно трудно допустить, чтобы предки дятлов, птицы, несомненно, лазающие и насекомоядные, имели клюв с сильно выдающейся вперед нижней челюстью. Насколько мне известно, ни у одного представителя сборной группы Scansores во взрослом состоянии мы не имеем такого соотношения челюстей. Видимо, единственным представителем из птиц вообще, обладающим этим соотношением, является род Rynchops (subfam. Rynchopinae из Lari — чаек). У взрослых особей этих птиц, как и у птенцов дятлов, нижняя челюсть приблизительно на $^1/_3$ длины клюва выдается вперед. Такая особенность связана с надводным образом жизни и питанием планктоном, когда птица, летая над поверхностью воды, погружает конец клюва (т. е. нижнюю челюсть) в воду (Stresemann, 1927 — 1934). Однако этот случай является лишь интересным примером, показывающим возможность такого соотношения челюстей у взрослых форм, как резко выраженной адаптации.

Возможны два объяснения своеобразного соотношения челюстей в онтогенезе дятлов. Наиболее вероятно, что выдающаяся вперед нижняя челюсть есть приспособление к птенцовой жизни (постэмбриоадаптация), что может быть отнесено, конечно, лишь ко вто-

рой длительной фазе в развитии соотношения челюстей у дятлов. Возможно также, что это соотношение связано со строением клюва во взрослом состоянии и является необходимым условием основной биологической особенности дятлов — дробления. Такое объяснение может быть отнесено к первой, менее резкой фазе. Разберем последовательно оба объяснения.

Выдающуюся вперед нижнюю челюсть молодых птенцов можно рассматривать как приспособление к принятию пищи. На это указывает намек на удлинение нижней челюсти у «обычных» птиц (см. выше) и развитие особых боковых выростов клюва. Последние характерны для птиц вообще, определяя их так называемую «желторотость» и служа для расширения основания клюва, что создает большую «площадь открытого рта». Известно, что птенцы птиц при принятии пищи помещают ось головы вертикально и наивозможно широко раскрывают рот. Однако, видимо, строго вертикальное положение голове придать трудно (так как птенец сидит) и поэтому в определенный период имеется тенденция к удлинению нижней челюсти, что компенсирует некоторую наклоненность головы вперед (я имею в виду «обычных», не дятловых птенцовых птиц). Если у птенцов Picidae это удлинение выражено особенно резко, то есть основание полагать, что у них во время принятия пищи голова наклонена вперед гораздо более сильно, чем у прочих птиц, что подтверждается также следующим доказательством. У птенцов «обычных» птиц боковые выросты у основания клюва развиты на обеих челюстях (нижней и верхней), тогда как у дятлов они развиты только на нижней челюсти и притом чрезвычайно сильно (особенно у Picinae).

Боковые выросты нижней челюсти дятлов закладываются сравнительно рано (между IV и V стадиями; рис. 3, *Б*; pl), причем интересно, что в это время заметно начало развития боковых выростов также на верхней челюсти (Dryobates), которое, однако, скоро прекращается. Прогрессивно развиваясь в течение дальнейшего эмбриогенеза, эти образования достигают своего максимального развития на первых стадиях постэмбриогенеза, т. е. одновременно с максимальным развитием различия в длинах челюстей (рис. 3, *В*, *Е* и табл. II, *Ж*, *З*; pl). Далее, они постепенно редуцируются, однако сохраняясь еще на стадии X (табл. II, *Г*). Сравнение рисунков *Ж* и *З* на табл. II наглядно показывает, что боковые выросты нижней челюсти развиты у Jynx гораздо слабее, чем у Dryobates, у которого в период максимального развития они представляют собой крупные «мясистые» кожные выросты.

Как сказано, наличие у Picidae боковых выростов клюва на нижней челюсти, особенно сильное их развитие и резко выдающаяся вперед нижняя челюсть, повидимому, указывают на значительную наклоненность (в момент принятия пищи) головы птенца вперед. Возможно, что эта вероятная наклонность головы птенца объясняется сдвинутостью затылочного отверстия (foramen occipitale magnum) у взрослых дятлов на вентральную сторону. Так, угол между плоскостью for. occipitale и осью черепа у Picidae колеблется от 11 до 30°, тогда как у других птиц он гораздо больше: например, у кавказского фазана (Phasianus colchicus) — 56°, у лебедя (Cygnus) — 60°, а у выпи (Botaurus) — 68° (все данные взяты из моей работы по морфологии взрослых форм Picidae). Любопытно также, что как раз у Picinae (у которых, как показано выше, нижняя челюсть более сильно выдается вперед и боковые выросты ее развиты гораздо сильнее, чем у Jynginae) затылочное отверстие располагается более вентрально (угол в среднем равен 16,8°), чем у Jynginae (30°). Последнее тоже служит некоторым подтверждением правильности предположения о наклоненности головы птенцов дятлов, хотя окончательно вопрос

может быть решен лишь изучением положения for. occipitale в течение постэмбриогенеза дятлов и других птиц.

Итак, своеобразное соотношение челюстей в онтогенезе Picidae, а также особенности в развитии боковых выростов клюва у этих птиц представляют собой типичные постэмбриоадаптации — приспособления к принятию пищи, причем не к непосредственному ее захватыванию, а к улавливанию пищи, падающей сверху. Мы рассмотрели лишь вторую, длительную, фазу развития соотношения челюстей в онтогенезе дятлов. Совершенно ясно, что с точки зрения постэмбриоадаптации первую фазу в развитии этого соотношения объяснить невозможно.

Переходя ко второму возможному объяснению соотношения челюстей в онтогенезе Picidae, я должен предварительно отметить особенности строения клюва взрослых форм дятлов и характер развития его рогового покрова. Соотношение длин челюстей клюва взрослых дятлов различно в зависимости от наличия или отсутствия рогового покрова. В первом случае длины челюстей почти равны и верхняя челюсть лишь чуть выдается вперед. Наоборот, при снятом роговом чехле имеет место обратное отношение: нижняя челюсть значительно выдается вперед[1]. Это наводит на мысль об определенной связи такого соотношения с наблюдаемым в эмбрио- и постэмбриогенезе.

Роговое вещество клюва дятлов развивается на довольно ранних стадиях онтогенеза. Так, Людике (1933) отмечает его наличие в надклювье однодневного птенца Dryocopus martius и, не имея эмбриологического материала по дятлам, говорит о его присутствии у эмбрионов других птиц. Им установлено, что в это время происходит перемещение рогового вещества клюва к кончику последнего. Наконец, он делает вывод, что «с нагрузкой клюва растет скорость роста рога вперед».

Отмеченное выше соотношение челюстей клюва при снятом роговом чехле указывает на чрезвычайно сильное развитие рогового вещества в надклювье, из которого целиком состоит его значительная передняя часть, что говорит об особенно усиленной нагрузке именно верхней челюсти клюва. Сопоставление этого обстоятельства с данными Людике позволяет заключить об особенно интенсивном процессе роста вперед рогового вещества верхней челюсти клюва дятлов в течение его онтогенеза. Последнее делает возможным следующее объяснение особенности соотношения длин челюстей клюва в эмбрио- и постэмбриогенезе, которое я высказываю пока лишь как предположение. Есть основания полагать, что первым происходит развитие скелетной основы клюва, а затем уже рогового вещества (так как последнее развивается все же позднее). Если это так, то первая фаза рассматриваемого соотношения объясняется довольно просто: основное вещество клюва уже развивается, роговое же еще отсутствует. Понятно, что соотношение длин челюстей клюва в этот период (стадия III) приблизительно соответствует соотношению костных основ клюва взрослых форм. Переход от первой фазы ко второй (сравнивание длин челюстей) объясняется прогрессивным развитием зачатка рогового вещества в верхней челюсти, рост которого, как сказано, здесь особенно быстр. Вторая фаза характеризуется вторичным отставанием в росте, видимо, всего надклювья в целом и объясняется постэмбриоадаптацией. Однако вполне возможно, что здесь мы имеем задержку в росте лишь рогового вещества верхней челюсти, которое позднее, вновь прогрессивно развиваясь, выравнивает длины челюстей. Эти вопросы могут быть окончательно разрешены только с помощью микроскопического исследования, что не входило в задачу настоящей работы.

Изложенное объяснение первой фазы развития соотношения челюстей клюва дятлов связью его с особенностями строения клюва во взрослом состоянии я могу отнести главным образом к Dryobates, так как у Jynx само наличие первой фазы сомнительно. Это обстоятельство является некоторым подтверждением такого объяснения для Picinae (Dryobates), так как известно, что вертишейка (Jynginae) — птица фактически не долбящая.

Итак, своеобразное соотношение челюстей клюва в онтогенезе дятлов имеет одновременно, повидимому, два не противоречащих друг другу объяснения: одно, совершенно несомненное, объясняет это соотношение как постэмбриоадаптацию (вторая фаза), а другое, пока лишь предположительное, объясняет его связью с особенностями строения и функции клюва взрослых Picinae (первая фаза).

---

[1] Последнее, правда, наблюдается и у других птиц, хотя, видимо, в меньшей степени, чем у дятлов.

6. ПОЛОЖЕНИЕ НОСОВЫХ ОТВЕРСТИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДЯТЛОВ

Взаимное положение носовых отверстий (nares) у взрослых форм Dryobates major и Jynx torquilla как представителей различных подсемейств (Picinae и Jynginae) весьма различно. Сравнительно-анатомическое изучение близких видов дятлов позволяет заключить, что этот признак очень изменчив в семействе и является признаком видовым (Burt, 1930; Познанин). Изучение его онтогенеза показывает, что с самого момента закладки носовых отверстий и до взрослого состояния не происходит изменения относительной величины интерназального промежутка. На рис. 5, *А* и *Б* изображена передняя часть головы ранних эмбрионов (стадия II) Dryobates (рис. 5, *А*) и Jynx (рис. 5, *Б*) сверху. Мы видим очертания мозговых полушарий (*hs*), выдающиеся глаза (*oph*). Птичий клюв по существу еще отсутствует и если верхняя челюсть относительно уже оформлена (*ms*), то нижняя еще бесформенна (*md*). На этой стадии эмбрион еще не имеет признаков крыла, лапы и хвоста птицы. Носовые отверстия закладываются в виде ямочек, прикрытых сверху треугольными выростами (*na*), причем расстояние между ними резко различно у обоих видов и у каждого из них соответствует этому расстоянию во взрослом состоянии. Это положение не изменяется в течение всего онтогенеза, за исключением увеличения интерназального промежутка соответственно общему росту тела (сравни фотографии табл. II, *Ж* и *З*).

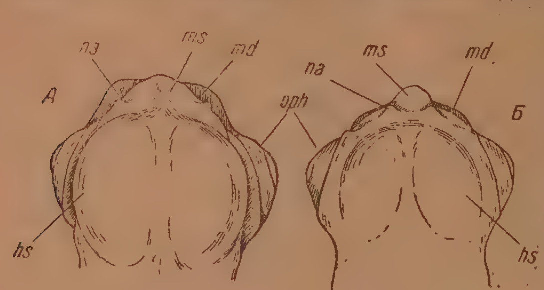


Рис. 5. Положение носовых отверстий в раннем эмбриогенезе Dryobates major *(А)* и Jynx torquilla *(Б)*. Передняя часть головы сверху. Стадия II. *hs*—мозговые полушария; *md*—нижняя челюсть клюва; *ms*—верхняя челюсть (надклювье); *na*—носовые отверстия; *oph*—глаза

Таким образом, развитие взаимного положения носовых отверстий (или, что то же самое, величины интерназального промежутка) представляет собой пример резко выраженного архаллаксиса (Sewertzoff, 1927), так как с самого момента закладки носовых отверстий (насколько позволяет судить внешнее изучение) и до взрослого состояния не происходит изменения относительной величины интерназального промежутка.

7. РАЗВИТИЕ НИЖНЕЧЕЛЮСТНОГО ЯЙЦЕВОГО БУГОРКА PICIDAE

Яйцевой бугорок птиц, обычно и совершенно неправильно называемый «яйцевым зубом», представляет собой чисто эпидермальное образование, лишь функционально аналогичное действительным яйцевым зубам рептилий (Gadow, 1891). Обычно он развит на верхней челюсти клюва птиц. Форма его может быть весьма различной: так, на табл. II, *Ж* и *З* видно это различие у Picinae и Jynginae.

Верхнечелюстной яйцевой бугорок дятлов, как показывает рис. 3 (*es*), своим присутствием определяет наличие (особенно в эмбриогенезе дятлов) резко выраженного терминального среза (*trs*) надклювья (особенно рис. 3, *Б* и *Д*). Здесь следует указать, что для долбящих дятлов (Picinae) и во взрослом состоянии характерно наличие некоторого терминального среза клюва (что связано с характером употребления последнего), тогда как у Jynginae (как и прочих птиц) такой срез отсутствует. Поэтому в эмбриогенезе, благодаря

присутствию яйцевого бугорка, клювы (особенно верхняя челюсть) Picinae и Jynginae более сходны, чем во взрослом состоянии.

Если мы обратимся к эмбриогенезу других птиц, то и у них найдем более или менее значительное развитие терминального среза (рис. 4 и табл. I, 3). Таким образом, верхнечелюстной яйцевой бугорок птиц, вызывая развитие терминального среза надклювья, определяет своим присутствием относительное сходство в общей форме клюва в эмбриогенезе различных птиц, у которых часто форма клюва во взрослом состоянии чрезвычайно различна.

Верхнечелюстной яйцевой бугорок птиц, по данным, сообщенным мне А. Сергеевым, развивается как непарное образование. То же самое мы находим у большинства рептилий, за исключением крокодилов (Crocodilia), у которых яйцевой бугорок парный.

Маршаль (1895) указывает на наличие у некоторых птиц также нижнечелюстного яйцевого бугорка и, ссылаясь на J. Mayer, говорит о нахождении его на нижней челюсти куликов (Tringa). Резе (1892) приводит рисунок, из которого можно заключить о наличии нижнечелюстного яйцевого бугорка у африканского страуса (Struthio camelus). Однако ни тот, ни другой не говорит о морфологии этого образования.

Исследуя клюв дятлов на различных стадиях постэмбриогенеза, мне удалось и у этих птиц найти нижнечелюстной яйцевой бугорок и обнаружить в его строении следы парности. Как твердое, соответствующее своей функции образование он найден лишь в постэмбриогенезе обоих видов: у Dryobates у большинства экземпляров (но не у всех), а у Jynx—лишь у некоторых.

Развитие нижнечелюстного яйцевого бугорка как скопления твердого «известкового вещества» у Dryobates major происходит следующим образом.

На стадии VII (раньше бугорок не обнаружен) особенно ясно видна парная структура яйцевого бугорка. Несколько позднее (между стадиями VII и VIII) он достигает своего максимального развития. Внешнее строение «известкового вещества» бугорка очень напоминает поверхность скорлупы птичьего яйца. Имея наиболее значительные размеры и будучи уже непарным, яйцевой бугорок и на этой стадии все же обнаруживает следы парного строения.

Далее происходит постепенная редукция яйцевого бугорка, причем на стадии VIII он опять как бы раздваивается. Еще позднее (стадия IX) яйцевой бугорок почти совсем редуцируется и представлен здесь в виде двух совершенно обособленных и далеко друг от друга находящихся пятнышек «известкового вещества». Таким образом, происходящий между стадиями VIII и IX процесс редукции бугорка состоит в его раздвоении путем более быстрой редукции средней части одновременно с общей редукцией «известкового вещества». Итак, нижнечелюстной яйцевой бугорок Dryobates, сохраняясь довольно долго (до стадии IX), достигает своего максимального развития не в момент вылупления (функциональный момент) и даже не на первой стадии постэмбриогенеза (стадия VII), а более поздно, что весьма замечательно и кажется совершенно необъяснимым. Также заслуживает внимания видимая парность этого образования (насколько позволяет судить его внешнее изучение).

Нижнечелюстной яйцевой бугорок Jynx torquilla удалось обнаружить лишь у трех экземпляров различных стадий. У первого, наиболее молодого экземпляра (стадия VII) он имеет вид слабой поперечной серпообразной полоски, повидимому, двойственного строения. У следующего экземпляра (между стадиями VII и VIII) имеется два более четко выраженных рядом лежащих пятнышка, связанных перемычкой. Наконец, у третьего экземпляра (стадия VIII)

заметны два маленьких, далеко отстоящих друг от друга и совершенно не связанных между собой пятнышка. Таким образом, у Jynx нижнечелюстной яйцевой бугорок развит гораздо слабее, чем у Dryobates, но в общем, видимо, дает ту же картину развития.

Мне удалось обнаружить нижнечелюстной яйцевой бугорок также у дрозда (Turdus pilaris). Здесь он развивается в эмбриогенезе, причем выражен гораздо сильнее, чем у Picidae. Закладываясь на средних стадиях эмбриогенеза, он достигает своего максимального развития к концу его, когда (как и верхнечелюстной яйцевой бугорок) дает небольшой шип.

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подведем итог работе.

1. Изучение развития лапы Picidae имеет двоякий интерес. С одной стороны, при развитии вторичной, зигодактильной, лапы дятлов имеет место типичная рекапитуляция первичной, анизодактильной, лапы, характерной для птиц вообще. С другой стороны, в развитии анизодактильной лапы мы находим интересный пример гетерохронии. Именно, у дятлов момент окончательного сформирования этого типа лапы падает на более ранние стадии эмбриогенеза, чем у птиц, для которых анизодактильная лапа является дефинитивной (Turdus). Следовательно, мы имеем здесь пример онтогенетического ускорения или акцелерации (Менерт и др.), объяснить которое можно как результат дальнейшего сложного преобразования в строении лапы у дятлов (развитие зигодактильной лапы). Это преобразование, заключающееся внешне в отхождении IV пальца назад, а внутренне связанное с целым рядом существеннейших изменений в строении суставов и расположении сухожилий, как бы «сдвигает» развитие анизодактильной лапы на более ранние стадии.

В объяснении гетерохроний Северцов (1931) придает большое значение функциональному моменту, указывая, что обычно онтогенетическое ускорение есть приспособление к более раннему функционированию органа. Однако в нашем случае говорить о функционировании лапы у эмбриона не приходится и мы имеем здесь своеобразный случай акцелерации.

2. Развитие в онтогенезе дятлов такого специфического образования, как пяточная мозоль, выделяет дятлов среди других птиц и может быть объяснено двояко. С одной стороны, пяточная мозоль является постэмбриоадаптацией—приспособлением, способствующим биологической особенности подпрыгивания птенцов дятлов в дупле. С другой стороны, она есть результат рекапитуляции признака, повидимому, бывшего характерным также и для взрослых предков дятлов в период их перехода к лазанию по вертикальным стволам деревьев (начало эволюции семейства).

Наиболее правильным будет считать пяточную мозоль дятлов органом, потерявшим свое значение во взрослом состоянии организма и приобретшим его в течение птенцовой жизни. При этом произошла смена биологического значения этого органа. У взрослых предков дятлов биологическое значение пяточной мозоли заключалось в облегчении передвижения птицы по вертикальной поверхности, тогда как у птенцов современных предстателей Picidae биологическое значение ее есть создание прочной опоры при подпрыгивании птенца.

Вероятно, сам факт столь полного сохранения пяточной мозоли в эмбрио- и постэмбриогенезе современных дятлов (правда, мы имеем лишь косвенные доказательства наличия этого образования у взрослых предков дятлов) зависит от ее биологического значения как

постэмбриоадаптации на более поздних стадиях. Так, Крыжановский считает, что существеннейшим условием сохранения рекапитулируемого признака является возможность его функционирования на какой-либо из стадий онтогенетического развития современного организма.

3. Весьма любопытно развитие своеобразного соотношения челюстей клюва в онтогенезе дятлов. Резко выдающейся вперед нижней челюсти мне не удалось обнаружить у птенцов или эмбрионов ни одной из просмотренных птиц, кроме дятлов. Объяснить эту особенность в строении клюва проще всего как приспособление к подхватыванию птенцами пищи, падающей сверху дупла. Этим же может быть объяснено чрезвычайно сильное развитие у дятлов (особенно у Picinae) боковых выростов у основания клюва, причем именно на нижней челюсти.

Такое объяснение относится к удлиненной нижней челюсти в период конца эмбриогенеза и начала птенцовой жизни, т. е. ко второй, главной, фазе развития своеобразного соотношения челюстей. Что же касается первой фазы этого развития, т. е. выдающейся вперед нижней челюсти глубоко в эмбриогенезе (что характерно по существу лишь для Dryobates), то достаточно определенного объяснения ее дать пока не удается. Возможно, что справедливо предположение о связи этой первой фазы с усиленной нагрузкой надклювья долбящих дятлов (Picinae) и быстротой роста рогового вещества в нем.

4. Положение носовых отверстий в онтогенезе дятлов имеет значительный интерес с точки зрения типов развития признаков в онтогенезе. Именно величина интерназального промежутка, будучи признаком видовым, уже на самых ранних стадиях эмбриогенеза (когда еще отсутствуют существеннейшие признаки класса птиц) характеризует собой данный вид дятла. В течение всего онтогенеза относительная величина интерназального промежутка не изменяется. Последнее показывает, что здесь развитие признака происходит по типу архаллаксиса (Северцов).

5. Нижнечелюстной яйцевой бугорок дятлов любопытен своей видимой парностью (в связи с непарностью верхнечелюстного бугорка у птиц), а также тем, что максимального развития бугорок достигает (насколько об этом можно судить по внешнему виду) уже после вылупления птенца. Последнее пока кажется необъяснимым.

Итак, мы можем констатировать, что в течение онтогенеза у дятлов развивается ряд своеобразных органов и признаков, не характерных для других птиц. Это своеобразие онтогенетического развития Picidae может быть объяснено в общем тремя причинами, соответственно которым рассмотренные нами органы и признаки разделяются следующим образом. Большая часть их объясняется особенностями гнездования и своеобразной биологией птенцов дятлов. Сюда относятся признаки, имеющие значение постэмбриоадаптаций — развитие пяточной мозоли, главная фаза в развитии соотношения челюстей клюва дятлов и развитие боковых выростов нижней челюсти. Другие признаки мы можем объяснить особенностями биологии и морфологического строения взрослых форм современных дятлов. Это — развитие вторичного зигодактильного типа лапы и, возможно, первая фаза в развитии соотношения челюстей. Наконец, некоторые из признаков удается связать с особенностями строения и биологии, предполагаемыми нами у предков современных Picidae. К таким признакам можно отнести ту же пяточную мозоль и развитие анизодактильной лапы.

Итак, наиболее существенные особенности онтогенеза дятлов относятся к категории постэмбриоадаптаций, причем приспособлений, связанных со своеобразным гнездованием этих птиц (в дуплах). Тот

факт, что этих особенностей строения (наличие пяточной мозоли, своеобразное соотношение челюстей и резкое развитие боковых выростов нижней челюсти) мы не находим у других дупляночников (Certhia, Poecile, Lophophanes, Hedymela, Coloeus), заставляет думать, что гнездование в дуплах присуще дятлам уже в течение очень длительного времени. Повидимому, оно было столь продолжительным, что успели выработаться упомянутые специальные приспособления.

Развитие лапы дятлов и положение носовых отверстий в онтогенезе этих птиц имеют, кроме того, следующий интерес. Согласно правилу, называемому обычно «законом Бэра» и установленному еще в 1828 г. Карлом Бэром, признаки более общие (в систематическом смысле) закладываются в эмбриогенезе более рано, чем признаки более специальные (Baer, 1828). На примере развития лапы Picidae мы находим подтверждение «закона Бэра», так как специальный зигодактильный тип лапы развивается не сразу, а сначала происходит развитие более общего анизодактильного типа. Развитие идет здесь путем надставок конечных стадий или иначе—по типу анаболии (Северцов).

Однако в онтогенезе тех же дятлов мы находим случай, резко противоречащий «закону Бэра». Как уже сказано, видовой признак—взаимное положение носовых отверстий дятлов—закладывается на столь ранних стадиях эмбриогенеза, когда еще отсутствует ряд признаков всего класса птиц. Этот же признак развивается по типу архаллаксиса (см. выше).

А. Н. Северцов (1927) считает, что «закон Бэра» справедлив в случае развития признака по типу анаболии и неприложим при развитии признака по типу архаллаксиса. Рассмотренные нами примеры, следовательно, соответствуют этой точке зрения; тем не менее заслуживает внимания следующее соображение.

Из приведенного определения «закона Бэра» следует, что он построен на сравнении между собой различных признаков в онтогенезе (сравниваются признаки общие и признаки частные). Существо же типов филэмбриогенезов Северцова (анаболия, девиация, архаллаксис) состоит в том, каким способом происходит эволюция рассматриваемого органа или признака (путем ли надставок конечных стадий развития или путем изменения его средних стадий, или, наконец, путем изменения первоначальной стадии). Следовательно, теория филэмбриогенезов рассматривает путь развития какого-либо одного органа или признака, безотносительно к другим на данной стадии развития. Все это позволяет думать, что «закон Бэра», с одной стороны, и теория филэмбриогенезов с другой, не совсем сравнимы между собой.

К рассмотренным нами особенностям в развитии дятлов мы можем подойти также с точки зрения вопроса о расхождении признаков в онтогенезе, что тоже связано с «законом Бэра». Еще Ф. Мюллер (1864) указывает, что в онтогенетическом развитии организма возможны случаи сначала расхождения признаков, а затем вновь их схождения. Разрабатывая этот вопрос на примере костистых рыб, Б. С. Матвеев (1936) приходит к заключению о наличии определенных этапов в развитии комплекса систематических признаков Teleostei. Так, на стадии икринки многие признаки приспособительного характера позволяют определить данное животное вплоть до вида. Затем, при вылуплении малька, систематические признаки икринки исчезают, а у малька, в связи с приспособлением к различным условиям существования, вырабатываются новые приспособительные признаки. Эти признаки опять позволяют различать даже близкие виды Teleostei. С утерей личиночных приспособлений малька определение молодых особей становится затруднительным, так как признаки

взрослых форм еще не появились. В дальнейшем происходит развитие уже окончательных, дефинитивных признаков взрослых форм, на основании которых обычно и строится система костистых рыб.

Таким образом, здесь мы имеем как бы три этапа (период икринки, малька и взрослой рыбы), каждый из которых характеризуется своеобразным комплексом признаков приспособительного характера, что и позволяет определять систематическое положение данной особи.

Рассмотрение приспособительных признаков в онтогенезе дятлов в общем подтверждает этот вывод. Именно категория признаков, имеющих значение постэмбриоадаптаций, позволяет самостоятельно (вне зависимости от признаков взрослых форм) различать дятлов между собой. Так, как указывалось выше, мы имеем значительное различие в строении пяточной мозоли у Dryobates major и Jynx torquilla. Также весьма различно соотношение челюстей и развитие боковых выростов нижней челюсти у этих видов. Затем, с переходом ко взрослому состоянию, эти признаки исчезают и на смену им появляется ряд новых, дефинитивных признаков, которые и лежат в основе современной классификации дятлов. Таким образом, мы имеем здесь по существу лишь два этапа расхождения признаков в онтогенезе (период птенцовой жизни и период жизни взрослых форм), каждый из которых дает материал для построения системы изучаемой группы.

К сожалению, в нашем случае пока еще невозможно говорить о видовых признаках, так как указанные виды относятся к двум различным подсемействам. Однако есть основания полагать, что и внутри Picinae упомянутые признаки в некоторой степени различны даже у близких видов.

В заключение замечу, что, как видно на примере настоящей работы, объяснение многих особенностей в онтогенезе дятлов становится возможным лишь при обращении к своеобразной биологии этих птиц. Даже морфофункциональный анализ, весьма значительную разработку которого дал А. Н. Северцов (1931, 1934), а также М. М. Воскобойников (1932), в некоторых случаях оказывается недостаточным. Поэтому сочетание морфологического исследования с исследованием биологическим на основе предварительного морфофункционального анализа, как показывают некоторые работы (Burt, 1930; Böker, 1935), может сделать это исследование более успешным.

Надо думать, что такому морфобиологическому подходу к изучению организма, весьма неудачную теоретическую разработку которого пытается дать Бекер (1927, 1933, 1935), принадлежит большое будущее. Так, И. И. Шмальгаузен (1935) считает, что «ближайшей задачей является разработка «биологической» или «синтетической» морфологии, намеченной еще Ж. Кювье».

ЛИТЕРАТУРА

1. Baer K., Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion, Königsberg, 1828.—2. Böker H., Verh. d. Anat. Ges. Kiel, 1927.—3. Böker H., Forschungen und Fortschritte, 9 Jahrg., 1933.—4. Böker H., Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, Jena, 1935.—5. Braun M., Arbeiten aus dem Zoologischen Institute in Würzburg, Bd. V, 1882.—6. Burt W., Univ. Cal. Pub. Zool., Berkeley, Vol. XXXII, 1930.—7. Catalogue of the Birds in the British Museum, Vol. XVIII, Picidae, London, 1890.—8. Gadow H., Vögel: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, I, Anatomischer Theil, 1891.—9. Günther, The Ibis, 1890.—10. Keibel F., Entwickelung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, Handb. d. Entwicklungsrlehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, Jena, 1906.—11. Keibel F. und Abraham K., Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Huhnes (Gallus domesticus). Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, H. 2, Jena, 1900.—12. Krassowsky S., Anat. Anzeiger, Bd. 82, Nr. 5/8, 1936.—13. Красовский С.,

Известия Научного института им. Лесгафта, т. XIX, в. II, 1936.—14. Крыжановский С., Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития, Сборник памяти акад. А. Н. Северцова (в печати). —15. Lambrecht K., Handbuch der Paläornithologie, Berlin, 1933.—16. Lüdicke M., Zool. Jahrb., Bd. LVII, Berlin, 1933.—17. Marschall W., Der Bau der Vögel, Leipzig, 1895.—18. Матвеев Б., Труды Новороссийской биологической станции, т. II, в. I, 1936.—19. Müller F., Für Darwin, Leipzig, 1864.—20. Насонов Н., Работы зоол. кабин. Варшавского университета, 1894—1896.—21. Neubert, Die Anatomie der Zehe des Menschen und der Wirbelthiere, sowie deren Histologie und Entwicklung, Berlin, 1877. (привожу по Брауну, 1882).—22. Parker W., Trans. Linn. Soc. London, 1875.—23. Познанин Л., Морфология адаптивных признаков дятлов (подготовлена к печати).—24. Познанин Л., К изучению биологии дятлов (в печати).—25. Röse C., Anat. Anzeiger, Bd. 7, 1892.—26. Scharnke H., Journ. für Ornith., Bd. 78, 1930.—27. Scharnke H., Journ. für Ornith., Bd. 79, 1931.—28. Sewertzoff A., Studien über die Entwickelung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda, Moskau, 1908.—29. Sewertzoff A., Jen. Zeitschrift für Naturwiss., Bd. 63, Jena, 1927.—30. Sewertzoff A., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena, 1931.—31. Северцов А., Главные направления эволюционного процесса, Москва, 1934.—32. Соболев А., Известия СПБ Лесного института, в. 2, 1898.—33. Steinbacher G., Journ. für Ornith., Bd. 83, 1935.—34. Stonham C., The Ibis, London, 1909.—35. Stresemann E., Aves. Handbuch der Zoologie von Kükenthal — Krumbach, Bd. VII, 1927—1934.—36. Шмальгаузен И., Основы сравнительной анатомии позвоночных животных, Москва, 1935.—37. Woskoboinikoff M., Zool. Jahrb., Bd. 55, Jena, 1932.—38. Zehnter L., Arch. für Naturgesch., 1890.

SOME MATERIALS ON THE ONTOGENESIS OF WOODPECKERS (PICIDAE)

I. THE DEVELOPMENT OF THE BODY FORM

by L. P. Poznanin

(Institute of Zoology, Moscow State University)

Summary

The extreme specialization of woodpeckers with respect to the arboreal mode of life together with the fact, that the evolution of the family seems to follow the path of the biological progress (which view may find support in the extent of the geographical distribution as well as in the numerousness of representatives of that family), lends a great interest to the study of woodpeckers from the standpoint of evolutionary morphology. All the works, however, devoted to their study, deal with those birds in an adult state only.

Complete series of the ontogenesis of two species of woodpeckers, Dryobates major and Jynx torquilla, served as material for the present work. Moreover, the embryological material on twenty-seven species of various birds was used for comparison. The author indicates ten principal stages of the woodpecker ontogenesis.

Stage I: Formed jaws (beak) are absent, phalanges of digits are not marked off, the tail-region is not shortened, there exist anlagen of gill-slits. Stage II: Beginning of the formation of the beak and of the separation of hind-limb digits, the fore-limb does not yet represent a bird wing, gill-slits have disappeared, the reduction of the tail is taking place, visible anlagen of pterylae are absent. Stage III: The beak is formed, hind-limb digits are marked off and the first digit begins to be opposed to the others, the fore-limb has the shape of a formed bird wing, the reduction of the tail is terminated, pteryla anlagen are developed. Stage IV: Eyelids (palpebrae) are being formed, the disposition of the digits of the foot approaches its zygodactyl type, the formation of the calcaneal callosity is taking place, pteryla anlagen are well developed. Stage V: Lateral processes of the lower jaw appear, the foot is typically zygodactil, the calcaneal callosity is strongly developed, visible anlagen of pterylae are more faintly expressed. Stage VI (embryo not long before

hatching): The lower jaw projects sharply forward, its lateral processes are rather strongly developed, the calcaneal callosity shows a higher degree of development, visible anlagen of pterylae disappear almost completely.

Stage VII (newly hatched nestling): The lower jaw projects still more forward, its lateral processes being also more strongly developed (than at the stage VI), the shell-breaker becomes noticeable, the calcaneal callosity is extremely developed, pteryla anlagen are not noticeable. Stage VIII: Lateral processes of the lower jaw as well as the difference in the length of both jaws are very strongly indicated, but the maximum development of those characters remains already behind (between stages VII and VIII); the mandibular shell-breaker is present, the calcaneal callosity is less strongly developed (than at stage VII) and its cornification begins. Stage IX: The lower jaw projects less strongly forward, its lateral processes being also less developed (as compared with stage VIII), the mandibular shell-breaker disappears, the calcaneal callosity becomes reduced and gradually cornifies, the nestling begins to feather. Stage X (nestling befor flying out of the nest): The correlation between the jaw length is normal (as in the adult), lateral processes of the lower jaw are still present, the calcaneal callosity is quite faintly expressed and becomes definitively cornified.

In studying the external forms of the woodpecker body, the following organs and characters were considered by the author:

1. The development of the zygodactyl type of the foot and its relation to that of the anisodactyl type. At first, the anisodactyl foot typical for birds is seen to develop, after which, by means of the fourth digit being drawn backward (stages IV and V), the zygodactyl type of the foot characteristic of woodpeckers appears. In this case we can see a striking example of the recapitulation of a character occuring in the woodpecker adult ancestors. The moment of the formation of an anisodactyl foot in birds, for which it becomes definite (Turdus), refers to a much later stage of embryogenesis than in woodpeckers. Consequently, the development of the secondary zygodactyl type of foot in woodpeckers removes the moment of the formation of the primary anisodactyl foot to earlier stages. This fact affords an instance of heterochrony, namely that of ontogenetical acceleration.

2. The development of the calcaneal callosity in woodpeckers. Beginning to form at stage IV, the calcaneal callosity attains its maximum development at the first stages of post-embryogenesis (VII), when it consists of a number of large compact, but soft sack-shaped outgrowths. In the course of post-embryogenesis it becomes reduced and undergoes cornification at the same time.

Streseman (1927—1934) believes the calcaneal callosity to be an adaptation to help the nestling in climbing up the side of a tree hollow towards its opening.

But such an explanation is hardly possible, since: (1) in the period of its maximum development the calcaneal callosity represents a soft formation unsuited for climbing; (2) biological observations make one doubt of the young nestling capacity to climb up tree hollows. The following explanation appears to be much more likely: observations show that it is characteristic of the woodpecker nestlings to jump up in a tree hollow (observed in Dryobates major), when parents bring them food. It is by the significance of the intertarsal joint as a point of support in such a jumping up, that the development of the calcaneal callosity in Picidae may be more plausibly explained.

However, so far as the cornification of the calcaneal callosity takes place during its reduction only and as at the moment of its maximum development (when it is quite soft) the jumping up is not yet characte-

ristic for nestlings (they being still too small and weak), the explanation of the calcaneal callosity as an adaptation of the postembryonic life becomes unsufficient.

It would be possible to regard the above callosity as the recapitulation of a corresponding organ of the woodpecker adult ancestors which they had at the beginning of the evolution of the family, i. e. at the transition to climbing up and down vertical trunks. It seems that the absence of a supporting tail at that time has contributed to the development of the calcaneal callosity. Later on (with the development of a supporting tail) the latter lost its significance in the adult state, being maintained only during the process of ontogenesis and acquiring at that time a new biological significance as a post-embryonic adaptation.

3. The correlation of jaws of the woodpecker beak in ontogenesis. Begenning at the end of embryogenesis, the woodpecker lower jaw, contrary to other nestlings, is sharply project forward as compared with the upper jaw, which feature reaches its maximum development at the first stages of post-embryogenesis (between the VII and VIII stage), when the special lateral processes of the lower jaw are most strongly developed. This peculiarity in the development of the woodpecker beak represents an adaptation of nestlings for taking food, i. e. a post-embryonic adaptation. The lower jaw, projecting forward, together with its powerful lateral processes increases the area of the open mouth.

4. The position of nasal openings in the ontogenesis of woodpeckers. The size of the internasal space (a species character, as shown by Burt, 1932), at the earliest stages of embryogenesis, when a number of characters distinguishing the whole class of birds are still absent, corresponds to that of adult forms of the given species. The above said affords a striking example of the development of a character according to the type of archallaxis (Severtzoff).

5. The development of the mandibular shell-breaker in woodpeckers. This formation in woodpeckers shows traces of a paired structure. Its maximum development, as a solid formation, occurs at the period already following hatching (between stages VII and VIII), which seems to be almost improbable. Thus, the most essential peculiarities of structure in the woodpecker ontogenesis are connected with the special mode of those birds' nesting (in hollows of trees). The fact that such peculiarities are not to be found among other hollow dwellers (Certhia, Poecile, Lophophanes, Hedymela, Coloeus) suggests that nesting in tree hollows has been proper to woodpeckers long since. The development of the woodpecker foot (example of anaboly, Severtzoff) and that of the mutual position of nasal openings (example of archallaxis) are of particular interest.

Prof. B. S. Matveiev has shown, that in the course of ontogenesis of Teleostei it is possible to establish three stages of the character divergence. At each of those stages, independently from others, the taxonomical position of a given organism may be determined. Two such stages (the period of the nestling life and the adult condition) can be ascertained in woodpeckers.

Most of peculiarities in the woodpecker structure during their ontogenesis may be explained in that case only, when the mode of life of those birds is taken into account.

A combination of morphological and biological investigations, in other words a morpho-biological approach to the study of an organism (like «the biological morphology» of Böker, 1927, 1933, 1935), may reveal many new and interesting things.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

К ПОЗНАНИЮ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

V. ЧИСЛО ЯЙЦЕВЫХ ТРУБОЧЕК В ЯИЧНИКАХ ПЧЕЛ РОДА APIS В СВЯЗИ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ПОЛИМОРФИЗМА

В. В. Алпатов

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ

1. Несмотря на огромное число зоологических исследований, посвященных медоносной пчеле (Apis mellifera L.), мы очень мало знакомы с другими видами рода A. florea F., A. indica F., A. dorsata F. и A. unicolor Latr., так как эти виды, за исключением A. indica, распространенной на север вплоть до Японии и Уссурийского края, встречаются только в тропическом поясе и редко попадают в руки зоологов. Между тем знакомство с этими видами, несомненно, может помочь нам понять то, что мы наблюдаем у нашей медоносной пчелы как в отношении ее морфологии, так и физиологии и образа жизни. В настоящей статье я делаю попытку сопоставить материал по изменчивости числа яйцевых трубочек у рабочих пчел различных видов рода Apis, материал, трудно собираемый и накопившийся в моих руках за много лет.

2. Анатомический материал, послуживший для настоящей статьи, был собран следующим образом. Данные по изменчивости числа яйцевых трубочек у A. mellifera L. были любезно предоставлены мне Л. И. Перепеловой, будучи собранными ею в качестве материала для дипломной работы, сделанной под руководством покойного проф. Г. А. Кожевникова. Рабочие пчелы были взяты от четырех семей, две из них находились на Измайловской пасеке, две на Тульской опытной пчеловодной станции. Для сопоставления с ними были взяты роевые матки Тульской станции, описанные П. М. Комаровым и мной (1933).

Материал по A. dorsata был обнаружен среди коллекций, попавших в лабораторию экологии после смерти проф. Г. А. Кожевникова. Рабочие пчелы были представлены в виде куколок и имаго, имелись также личинки самого различного возраста. Материал имел такую этикетку «Apis dorsata meda (Deli), Суматра, апрель 1905», написанную рукой Г. А. Кожевникова, и хранился в хорошем состоянии в спирту. Первые три тергита брюшка имаго были яркожелтого цвета; крылья были несколько дымчатого цвета.

A. indica в спиртовом состоянии после фиксирования их раствором Перени и отчасти кипятком были сохранены Г. А. Кожевниковым после личных сборов 27.VII.1927 г. на Дальнем Востоке в местности Алексеевке (Раздольное).

Материал по A. dorsata был обработан следующим образом. Яичники выпрепаровывались П. М. Комаровым и после доведения их до ксилола с эозином заливались в парафин. Вся работа по заливке и изготовлению срезов была проведена лаборанткой Р. И. Лаврентьевой, а подсчет числа трубочек на препаратах лаборанткой В. П. Степановой.

Рабочие A. indica вскрывались мной под бинокуляром и на выпрепарованных яичниках под сильным увеличением бинокуляра путем расщипывания иглами подсчитывалось число яйцевых трубочек в обеих половинах яичника. Надо отметить, что при всех подсчетах не ставилась задача установить, является ли данная половина яичника правой или левой.

3. В табл. 1 приведены результаты биометрической обработки собранных данных.

Прежде всего надо отметить существование отличий в средних между отдельными семьями. Так, семья 3 по обеим половинам яичника дает очень низкие средние числа яйцевых трубочек. Здесь перед нами пример семейной изменчивости (Алпатов, 1924) анатомического признака.

Таблица 1. Число яйцевых трубочек в половинах яичника у рабочих особей трех видов рода Apis. M, σ и число изученных яичников

Table 1. Number of egg tubules in the left and right ovary of worker bees in g. Apis. M, σ and the number of ovaries studied

		Одна половина яичника First part of the ovary		Вторая половина Second part		Число яичников
		M ± P. E. σ	пределы колебаний Limits	M ± P. E. σ	пределы колебаний Limits	Number
A. mellifera	Семья 1 Colony 1	5,26 ± .12 1.724	2—13	5,03 ± .12 1.841	0—10	100+100
	Семья 2 Colony 2	5,20 ± .13 1.985	1—12	4,70 ± .12 1.850	1—10	100+100
	Семья 3 Colony 3	4,89 ± .13 1.849	1—9	4,33 ± .12 1.685	1—9	97+97
	Семья 4 Colony 4	5,72 ± .18 2.694	1—18	5,24 ± .20 2,956	1—20	100+100
A. indica	Семья 1 Colony 1	9,27 ± .79 4.36	5—23	7,90	3—19	15+10
A. dorsata	Семья 1 Colony 1	33,40 ± 1,17 9.15	15—60	32,5 ± 1,55 10,0	19—59	28+19

Беря характеристику средних русских рабочих пчел в целом, можно сказать, что среднее число яйцевых трубочек во всем яичнике около 10,52 (табл. 2). Амплитуда же колебания равна 1—38, включая в этот материал 2 экземпляра на 395 особей с 31 и 38 трубочками. Если их исключить, то размах вариации сокращается до пределов 1—24.

Небольшой материал по индийской пчеле, видимо, относящийся к одной семье, показывает, что число трубочек значительно выше. Я приведу результаты подсчетов для всех 15 вскрытых особей, причем одна цифра указывает на то, что подсчет удалось произвести только в одной половине яичника, а цифры, соединенные знаком тире, — в обоих половинах. Данные эти таковы: 6, 11, 10—11, 6, 9—12, 6—6, 19—23, 7—7, 6, 8—11, 5—11, 7, 7—7, 5—10, 3—5. Таким образом, колебания общего числа трубочек A. indica происходят в пределах от 8 до 42. Среднее число трубочек для всего яичника оказывается 17,17. Принимая во внимание большой материал по A. mellifera, изученный по семьям, можно считать вполне обоснованным заключение, что индийская рабочая пчела обладает большим числом трубочек по сравнению с нашей медоносной пчелой.

Обращаясь теперь к A. dorsata, видно, что разница еще более разительна. Рабочие пчелы с прекрасно выраженными признаками рабочих, как-то: восковые железы, щеточка на 1-м членике задней лапки, дают число трубочек для каждой стороны в среднем 33,40 ± 1,17 и 32,5 ± 1,55 при колебаниях для всего яичника от 34 до 119.

Общим выводом из сообщенных фактов является вывод о том, что рабочие A. mellifera, A. indica и A. dorsata по числу яйцевых трубочек могут быть расположены в восходящем порядке. Для того чтобы сопоставить число яйцевых трубочек рабочих пчел с таковыми для маток для всех трех видов, нам нехватает материала, так как в отношении этого признака изучена только матка A. mellifera, обладающая огромным числом яйцевых трубочек (табл. 2). Единственно, чем мы в настоящее время располагаем — это данными по размеру тела рабочих и маток трех сравниваемых видов.

В табл. 2 приведены размеры тела рабочих пчел и маток трех видов нашего рода. Данные эти получены путем промеров изображений на рисунках в книге Гош (Ghosh) и в работе Roepke (1930). В первой книге красочные рисунки выполнены весьма тщательно с указанием увеличений против естественных размеров.

Таблица 2. Размеры тела и число яйцевых трубочек в яичнике видов рода Apis
Table 2. Body size and number of egg tubules in the ovary of different species in g. Apis

Вид / Species	Признаки / Character					
	Рабочие особи / Workers			Матки / Queens		
	размер тела / Body size	среднее число яйцевых трубочек / Average number of egg tubules	пределы вариации числа яйцевых трубочек / Limits of variation	размер тела / Body size	среднее число яйцевых трубочек / Average number of egg tubules	пределы вариации числа яйцевых трубочек / Limits of variation
A. mellifera	15,2[1]	10,52	1—40	20,0[1]	324,5	255—365
A. indica	11,9[1]	17,17	8—42	16,4[1]	—	—
A. dorsata	15,0[2]	65,90	34—119	15,5[2]	—	—
	20,5[1]					

В статье Репке (Roepke) рисунки сделаны с фотографий; у Гоша в качестве примера медоносной пчелы изображена матка и рабочая особь итальянской пчелы. Так как для нашей цели не столько важны абсолютные размеры, сколько соотношения между размерами рабочих пчел и маток в пределах вида, я не считаю нужным останавливаться на различиях в размерах A. dorsata, которые получаются, если сравнить данные Репке и Гоша. Необходимо отметить также, что я оставляю совершенно без внимания старые данные. Бингам (Binham) (цитирую по Buttel-Reepen) указывал, что длина матки A. dorsata колеблется от 18 до 21 мм, а в виде исключения (exp.) 26—37 мм. Новейшие данные Roepke (1923) (цитируя по его статье 1930 г.) с определенностью говорят о том, что матка A. dorsata лишь незначительно больше рабочей пчелы.

Важно также отметить, что Репке, сделавший много наблюдений над биологией A. dorsata, никогда не видел маточных ячеек у этого вида и делает предположение о том, что матка выводится или в ячейках для рабочих, или в несколько расширенных ячейках сота,

[1] По Гош.
[2] По Репке.

куда складываются медовые запасы и где, вероятно, выводятся и трутни.

Выражая длину рабочей особи в процентах длины матки для dorsata, indica и mellifera, мы получаем следующие проценты: 97, 78 и 76.

Таким образом, мы видим прогрессивное усиление диморфизма размеров женских особей в ряду dorsata → indica → mellifera. Вспоминая, что выше была показана возможность расположить рабочих пчел данных видов в тот же ряд и в отношении убывания числа яйцевых трубочек, можно сделать предположение, что разница между степенью развития половой системы матки и рабочей пчелы сильнее всего выражена у левого крайнего члена нашего рода A. mellifera.

В работе (1935) о кубитальном индексе на крыльях пчел мной было показано, что dorsata обладает более примитивным строением крыла, чем mellifera, а indica занимает промежуточное положение. По ряду других признаков можно считать dorsata формой более примитивной, чем mellifera и indica. Упомяну здесь лишь то обстоятельство, что mellifera и indica имеют ряд параллельных сот в гнезде, тогда как dorsata строит лишь один большой сот, подвешивая его открыто на деревьях и скалах.

На основании наших данных по полиморфизму можно также считать dorsata более примитивной формой, чем indica и mellifera.

Явление регрессивного метаморфоза половой системы рабочих пчел приводит у медоносной пчелы к тому, что зачатки яйцевых трубочек (Кожевников, 1905), закладывающиеся в личинках маток и рабочих пчел в одинаковом количестве, в куколках рабочих пчел не все доразвиваются, в результате чего у рабочей пчелы в имагинальном состоянии примерно в 30 раз меньше трубочек, чем у матки.

Весьма вероятно, что у dorsata этого явления регрессивного метаморфоза нет совсем, и отличия матки от рабочих пчел сводятся лишь к физиологической деятельности яичника у первой при покое органа у последних.

Можно думать, что полиморфизм mellifera в своем развитии проходил стадии, которые мы сейчас наблюдаем на примере indica и dorsata, а именно семья состояла из самок с одинаковым числом яйцевых трубочек, причем у большинства этих самок трубочки не функционировали. В дальнейшем недоразвитие яичника передвигалось на все более ранние стадии онтогенеза, что привело постепенно к картине, наблюдаемой у indica, а еще резче у mellifera, у которой встречаются рабочие пчелы со столь редуцированным яичником, как яичник с одной единственной трубочкой.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. В. Алпатов, Зоол. журнал, т. IV, стр. 227, 1924. — 2. В. В. Алпатов, Зоол. журнал, т. XIV, № 4, стр. 664, 1935. — 3. Buttel-Reepen, Mitt. aus dem Zool. Mus. Berlin, Bd. III, H. 2, p. 122, 1906. — 4. C. C. Ghosh, Bee keeping, Calcutta, 1915. — 5. Г. А. Кожевников, Известия о-ва люб. е., а. и э., т. XCIX, в. 2, 1905.— 6. П. М. Комаров и В. В. Алпатов, Зоол. журнал, т. XII, № 4, стр. 87—95, 1933.—7. Roepke, Med. van de Land bou whoogeschool te Wageninger, Deel 34, 6, p. 1, 1930.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF VARIATION IN THE HONEY BEE

V. NUMBER OF EGG TUBULES IN OVARIES OF WORKER BEES IN THE g. APIS AS RELATED TO THE EVOLUTION OF POLYMORPHYSM

by W. W. Alpatov

Laboratory of ecology, Institute of Zoology, University of Moscow

This paper brings together some new data upon the variation of egg tubules in Apis mellifera L., Apis indica F. and Apis dorsata F, and leads to certain conclusions about the origin of polymorphism in our honey bee.

The largest part of the material in regard to the number of specimens dissected concerns worker bees of A. mellifera and consists in 395 specimens from 4 colonies of the Middle Russian race of A. mellifera L. These bees were dissected by Miss L. I. Perepelova who kindly placed the data at my disposal. Pupae and imagos of worker bees of A. dorsata preserved in alcohol were discovered among other materials on bees left in our laboratory by the late prof. G. A. Kozhewnikov. The vial contained the following label written by prof. G. A. Kozhewnikov: Apis dorsata meda (Deli), Sumatra, Apr. 1905. These bees were dissected for extracting the ovaries which were afterwards cut into sections and mounted according to our usual technique described previous (Komaroff and Alpatov, 1933). The number of egg tubules was counted on sections.

The workers of A. indica F. were collected by prof. G. A. Kozhewnikov during his travel to the Far East (Aug., 27, 1927) in the village Alekseevka and preserved in alcohol after a fixation by hot water and partially by Pereny solution. These bees were dissected under binocular and the number of egg tubules was counted directly using a high magnification.

Table 1 shows the standard deviations, the averages with their probable errors, the limits of variation and the number of ovaries investigated.

There is a pronounced colony variation in regard to the number of egg tubules in Middle Russian bees. The lowest values are those of the 3rd colony. In total the average number of egg tubules per both parts of the ovary in Middle Russian bees is equal to 10.52 tubules, which vary between 1 and 24 if we exclude two exceptional cases with 31 and 38 tubules.

15 dissected specimens of A. indica gave an average of 17.17 tubules varying between 8 and 42.

A. dorsata has a much larger average number namely 65.9 showing a variation between 34 and 119.

Making a comparison of the body size of worker bees and queens within each species one can observe that the greatest dimorphism is shown by A. mellifera and the smallest by A. dorsata. At the same time the queen of A. mellifera has a number of egg tubules wich is thirty times greater than that of its worker bee. The last one represents, according to Kozhewnikov (1905), a case of regressive metamorphosis. It is quite probable that our three species are stages of a gradually developed dimorphism of females. A number of characters, for instance, the wing veination (Alpatov, 1935), the primitive comb building, the absence of queen cells, permit us to consider A. dorsata as the most primitive level in the development of female dimorphism in the g. Apis. It is likely enough that in A. dorsata the workers and queens showing almost no difference in-body size have approximately equal numbers of egg tubules, which remain evidently in a resting state functioning only in the queen. The opposite stage in regard to the dimorphism is occupied by A. mellifera, as it was shown above.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2



ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ PYRAUSTA NUBILALIS Hb.

И. В. Кожанчиков

Из Зоологического института Академии наук СССР

1. ПОСТАНОВКА ВОПРОСА И МЕТОДИКА

Правильное понимание ареала распространения животного является одной из основных проблем зоогеографии; одним из подходов к этой проблеме является экологический анализ ареалов распространения.

Одними из первых в этом направлении являются работы Cook (1926—1929); этот автор, изучая степень густоты распределения Porosagrotis orthogonia Morr и Cirphis unipuncta, попытался найти климатологический критерий оптимума для их жизни и развития и выразить его в виде климографов; на основе климографов, выражающих оптимальный и пессимальный гидротермический режим, могло быть составлено представление о физиологических особенностях вида и дано толкование его распространения.

Уваров (1932) показал необходимость использования климатологических критериев не только для вида в целом, но и для отдельных фаз его развития (биоклимографы). В работе Рубцова (1935) по ареалам сибирских саранчевых вместо климографов были использованы гидротермические коэфициенты, по которым были найдены изолинии, ограничивающие территории с тем или иным гидротермическим режимом, оптимальным или пессимальным для того или иного вида.

Zwölfer (1934) пытался использовать сумму тепла, необходимого для развития, для определения возможной северной и южной границы распространения Lymanthria monacha. Аналогичные исследования северной границы распространения Pieris brassicae, Agrotis Segetum, Phytometra gamma, Loxostege sticticalis и некоторых других видов были произведены мной (1935—1937), причем для некоторых из изученных форм (Pieris, Agrotis, Phytometra) оказалось необходимым привлечь также данные и по холодостойкости, которые объясняют их распространение на северо-восток Евразии, где ограничивающим распространение фактором выступает не количество летнего тепла (оно достаточно), но зимние минимумы.

Для настоящего исследования был избран кукурузный стеблевой мотылек (Pyrausta nubilalis Hb.), имеющий как объект ряд положительных сторон, так как это обычный вид и экономически важный вредитель, в литературе имеется большое число данных по его фенологии и распространению, что облегчает составление карты распространения. Ареал распространения климатологически очень характерен, что дает надежду простоты диагностики наиболее важных физиологических признаков.

Имеющаяся громадная литература по кукурузному мотыльку в подавляющем большинстве касается его вредоносности; меньшее число работ посвящено вопросам стациального распределения. Из этих работ особенно важны исследования Transeau (1927), Huber, Neiswander and Slater (1928), Thompson and Parker (1928), Hodgson (1928), Rou-

baud (1929), Dicke (1932) и некоторых других; имеется сводка данных по полевой экологии и распространению в Европе Wlike (1925), правда, уже довольно устаревшая.

Экспериментальные исследования, относящиеся к нашей теме, представлены немногими работами по диапаузе и холодостойкости, причем большинство авторов считает диапаузу свойственной лишь северной расе (Babcock, 1927; Roubaud, 1928). Работами Babcock (1927) экспериментально установлено, что для нормального окукления пронимф кукурузного мотылька необходима контактная вода, которую они поглощают; позже это было подтверждено Мончадским (1935); Ладыженская (1935) дополнила эти данные, установив, что без контактной воды окукление после периода диапаузы все еще возможно при влажности воздуха ниже 100% — до 60—50%, но в этом случае наблюдается высокая смертность пронимф и ниже указанной границы вымирают все особи.

На основе данных Babcock Roubaud (1928) высказал предположение о необходимости периодического подсушивания протоплазмы при развитии кукурузного мотылька, что, по его мнению, осуществляется в период диапаузы, после чего нормальный процент воды восстанавливается путем поглощения ее.

Данные по холодостойкости более полны. Barber (1924) экспериментировал в полевых условиях с зимующими пронимфами и установил, что в течение зимы в условиях Охайо часть их погибает от низких температур; процент гибели равнялся 1—25. Hase (1930) обнаружил высокую степень холодоустойчивости пронимф кукурузного мотылька, причем указывает, что они могут промерзать, превращаясь в твердую массу; промерзание не влияет отрицательно на дальнейшее их развитие, жизнедеятельность и плодовитость имаго. Stirrett (1931) экспериментировал в полевых условиях с холодостойкостью пронимф в течение всего зимнего сезона 1927—1930 гг. и указывает, что наименьшая гибель пронимф наблюдалась при зимовке их в стеблях на поверхности земли под снегом или на его поверхности; гибель обычно не превышала 1—6%; на крайнем севере Онтарио в некоторые зимы наблюдалось полное вымирание пронимф. Вышеприведенные данные о высокой холодоустойчивости пронимф были подтверждены Лозина-Лозинским (1935), причем он вполне подтвердил также и данные Hase (1930).

Работ по нахождению оптимальных климатических факторов при развитии преимагинальных фаз нет; имеются, однако, данные Криницкого (по Щеголеву, 1934) о длительности развития яиц и гусениц в зависимости от термического режима; данные эти, как указывалось нами ранее (1637), должны быть несколько уточнены. Наконец, имеется известное число полевых экспериментов по влиянию влажности на яйцекладку, причем установлена высокая степень гигрофильности самок (Ceasar, 1936; Huber, Neiswander and Slater, 1928).

В настоящей работе изучена реакция кукурузного мотылька на тепло, влажность и пищу и дан анализ ареала распространения на основе установленных физиологических признаков.

Методика заключалась в учете вымирания и длительности развития преимагинальных фаз; регуляция температуры производилась помощью политермостата, влажность регулировалась растворами едкого кали, кормовая специализация изучалась путем выкормок на разных растениях.

2. ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ

Яйца довольно эвритермны, но стенохумидны; это видно из табл. 1.

Длительность развития яиц дает наименьшие сроки при 30° и характеризует область пессимума между 30 и 34° (табл. 1); она ме-

Таблица 1. Влияние тепла и влажности на развитие яиц кукурузного мотылька

Температура в °С	Длительность развития в сутках			Вымирание			
	влажность воздуха в %						
	100	90	80	100	90	80	75
35,0°	—	—	—	100	100	100	100
32,5°	3,8	—	3,0	7	32	65	100
30,0°	3,0	3,0	3,0	0	8	52	100
27,5°	3,3	3,2	3,0	0	3	26	100
25,0°	4,0	3,8	3,4	0	0	6	17
22,5°	4,8	4,5	4,0	0	2	15	100
20,0°	7,0	6,8	6,6	0	4	25	100
17,5°	10,0	10,0	10,0	0	8	67	100
15,0°	13,4	13,0	13,4	20	35	95	100
12,5°	21,4	—	—	32	65	—	—
10,0°	—	—	—	100	100	—	—

няется слабо от влияния режима влажности. При влажности воздуха ниже 80% развитие яиц наблюдается лишь в области термического оптимума, а при дальнейшем ее понижении наблюдается полное вымирание яиц при всех температурах. Яйца кукурузного мотылька гигрофильны, судя по проценту выживания; область оптимума развития ограничена влажностью воздуха, близкой к насыщению (100—90%); термические границы для развития яиц лежат при 9—10 и 35°. Необходимо отметить, что яйца кукурузного мотылька не диапаузируют; их развитие или протекает до конца в определенное время (период), или они погибают.

Развитие гусениц биологически расчленено на две фазы; гусеницы первой стадии живут на поверхности листьев (или чешуй), скелетируя их, тогда как после линяния они вбуравливаются в стебли и все последующие стадии их развития протекают в тканях растения, вне непосредственного влияния атмосферной влажности; термический режим внутри стеблей (кукурузы, конопли, хмеля, полыни — чернобыльника) тем не менее очень близок к режиму воздуха; изоляционные свойства стеблей, как показывают измерения температуры, внутри них, очень плохи.

Изучение влияния тепла и влажности на развитие гусениц первой стадии показало еще большую их стенохумидность по сравнению с яйцами, но также относительную эвритермность (табл. 2).

Незначительное снижение влажности окружающего воздуха до 95°, несмотря на питание пищей, богатой водой, и нахождение на влажном субстрате (листья), уже ведет к замедлению развития и возрастанию смертности гусениц первой стадии. Термический оптимум более широк и лежит в тех же пределах, что и для яиц.

Изложенные факты позволяют рассматривать вбуравливание гусениц старших стадий в ткани растений как стремление поселиться в условиях среды большой влажности. Гусеницы старших стадий вполне нормально растут вне тканей в сосудах (пробирках) при высокой влажности воздуха; малейшее снижение влажности воздуха ведет к возрастанию сроков между линьками и полному вымиранию.

Наблюдения над развитием гусениц старших стадий (начиная со второй) показывают очень высокий их термический оптимум, он лежит при 28—30°; выше 32° наблюдается область подавления, характерная заметной задержкой развития. Длительность развития гу-

Таблица 2. Влияние тепла и влажности воздуха на развитие гусеницы кукурузного мотылька первой стадии

Температура в °C	Длительность развития в сутках			Вымирание			
	влажность воздуха в %						
	100	95	90	100	95	90	85
35,0°	—	—	—	100[1]	—	—	—
32,5°	2,8	—	—	2	100	—	—
30,0°	2,5	—	—	2	100	100	—
27,5°	2,8	—	—	2	100	100	—
25,0°	3,1	6,0	7,0	3	85	95	100
22,5°	3,7	5,5	—	3	22	—	—
20,0°	4,0	7,1	10(?)	3	20	80	100
17,5°	6,5	11,0	—	5	26	—	—
15,0°	7,5	14,0	—	8	83	100	—
12,5°	21,0	—	—	13	—	—	—
10,0°	40,0	—	—	20	—	—	—
8,0°	56,7	—	—	80	—	—	—

сениц старших стадий и продолжительность развития всей гусеничной фазы, а также смертность при развитии даны в табл. 3.

Таблица 3. Влияние тепла на развитие гусениц кукурузного мотылька старших стадий

Температура в °C	Число особей	Длительность развития стадий				Общая длительность развития всей фазы от выхода из яйца до окукления	Вымирание за всю фазу в %
		2	3	4	5		
14,0°	128	8,5	10,0	16,5	15,0	89,4 (115—54)	83
18,5°	100	4,1	5,7	10,8	14,5	67,0 (80—47)	81
22,6°	133	2,7	5,0	7,6	9,5	63,4 (76—52)	92
26,1°	230	2,5	2,8	4,3	9,5	25,0 (29—21)	66
29,3°	230	2,3	2,3	2,4	4 0	19,2 (26—13)	29
32,4°	100	2,2	—	—	—	12,8 (14— 9)	46
34,0°	100	2,2	—	—	—	13,6 (17—12)	54

Наименьшее вымирание гусениц наблюдалось при 29,3°; развитие при повышенных и особенно при пониженных температурах характеризовалось очень высокой смертностью.

Развитие пронимф очень коротко: при термическом оптимуме пронимфальный период некоторых особей измеряется часами; зависимость развития пронимф от температуры среды иллюстрирует табл. 4.

Таблица 4. Влияние тепла на развитие пронимф кукурузного мотылька

Температура	Длительность развития пронимф	% особей, впавших в диапаузу
14,0°	—	100
18,5°	—	100
22,6°	5,0	90
24,0°	3,4	74
26,1°	2,4	0
29,3°	1,5	0
32,4°	1,0	0
34,0°	1,0	0

[1] При 34° еще возможно развитие, сопровождающееся повышенной смертностью

Необходимо указать, что пронимфы в приведенной серии экспериментов не только сами подвергались воздействию тепла, но и развитие гусеницы с первой стадии проходило при этих же условиях; таким образом, термические влияния в этом случае были двоякими — через личиночное развитие и непосредственные.

Минимальной температурой, при которой получены куколки, оказалась 22,6°, причем в этих условиях наблюдалось окукление пронимф лишь в очень небольшом проценте; при более низкой температуре диапаузировали все пронимфы.

Диапауза пронимф, рост и развитие которых прошли при пониженной температуре, была очень прочной; не только возвращением оптимальной температуры, но и влиянием других агентов не удавалось вызвать окукления; лишь после нескольких месяцев пребывания при 0° наблюдалось прекращение диапаузы, и пронимфы давали куколок при благоприятной температуре. Влияние времени пребывания при 0° на прекращение диапаузы у пронимф (полученных при низких температурах) показано в табл. 5.

Таблица 5. Окукление пронимф кукурузного мотылька в зависимости от длительности периода диапаузы

Дата опыта	Число особей	Длительность периода (в сутках)			Процент окуклившихся
		диапаузы до опыта	окукления	отмирания	
8—9.X.1935	16	30	—	30—90	0
17—19.XII.1935	357	97—99	39 (24—46)	32—46	19,4
5.III.1936	170	175	22 (12—35)	12—35	60.5
29.III.1936	110	200	16,5 (10—21)	—	100
23.IV.1936	60	230	16,7 (11—22)	—	100

В каждом опыте особи переносились из ледника, где они находились в сухих пробирках, в сосуды с влажным песком в термостат в температуру 25°. Нетрудно видеть, что окукление после трехмесячной диапаузы при 0° наблюдалось лишь у одной пятой пронимф; дружное и полное окукление наблюдалось лишь после шестимесячного пребывания при нуле.

Приведенные наблюдения и эксперименты показывают, что влияние тепла при развитии гусениц и пронимф имеет первостепенное значение в цикле развития кукурузного мотылька; одногодовой цикл развития мотылька может быть обусловлен, помимо других факторов, только термическим режимом при развитии гусениц. Одно или несколько поколений в год были получены нами как от особей, взятых с юга (Южная Украина), так и от особей, взятых с севера (Новгород-Северский), где, как правило, бывает одно поколение.

Исследование влияния тепла и влажности на развитие куколок показало значительную их эвритермность и эврихумидность; влияние тепла видно из табл. 6.

Приведенные в табл. 6 цифры получены на 300 особях, которые развивались при влажности воздуха 100%; из них видно, что имеется диморфизм полов в отношении скорости развития.

Изучение влияния влажности на развитие куколок было произведено на двух сериях: во-первых, на особях, взятых из засушливой

Таблица 6. Влияние тепла на развитие куколок кукурузного мотылька

Температура в °С	Длительность развития куколок		Процент гибели (общий)
	самцов	самок	
12,5°	38,5	55,5	84
15,0°	24,0	32,0	66
17,5°	15,5	17,0	47
20,0°	13,2	12,0	20
22,5°	11,0	10,0	20
25,0°	9,0	8,0	20
27,5°	8,4	7,0	20
30,0°	7,4	6,8	20
32,5°	7,2	6,8	25
35,0°	—	—	100

зоны (Южная Украина), и, во-вторых, из лесостепья (Новгород-Северский); для этих опытов были использованы куколки, полученные из пронимф, собранных в природе. Длительность развития мало меняется при влиянии влажности, но вымирание больше в условиях сухости (табл. 7).

Таблица 7. Влияние влажности воздуха на развитие куколок кукурузного мотылька (при 25°)

Места, откуда взяты особи	Влажность воздуха в %			
	100	75	50	25
1. Длительность развития (сутки)				
а) Северная Украина	8,5 (10—6)	7,5 (8—6)	8,0 (10—6)	7,5 (10—7)
б) Южная Украина	8,5 (10—6)	8,0 (10—6)	8,5 (10—6)	8,5 (10—6)
2. Вымирание (в %)				
а) Северная Украина	20	43	23	33
б) Южная Украина	20	43	23	60

Как видно, куколки могут выживать при различной влажности, предел лежит, видимо, ниже 25%; но оптимум влажности для развития куколок наблюдается при 100% влажности воздуха.

Термические оптимумы, пределы развития и суммы тепла различных фаз развития кукурузного мотылька[1] (табл. 8), как видно из их сопоставления, очень различны.

Сравнение оптимумов влажности для развития разных фаз показывает их большее однообразие; оптимум влажности для всех фаз развития совпадает с насыщением воздуха парами и лишь некоторые фазы (как, например, куколка) более или менее устойчивы к сухости; гигрофильны также и нормально развивающиеся пронимфы, однако диапаузирующие пронимфы, напротив, лучше сохраняются в течение зимы при несколько сниженной влажности воздуха (80—90%), хотя окукление их проходит оптимально также при предельном насыщении воздуха парами.

[1] Данные по имагинальной фазе опубликованы мной ранее (см. Зоол. журн., т. XVI, 1, 1937); установлено, что бабочки кукурузного мотылька очень чувствительны к влиянию влажности, хотя относительно эвритермны.

Таблица 8. Суммы тепла, оптимумы и термические пределы развития разных фаз кукурузного мотылька

№ п/п.	Название фазы	Сумма тепла	Термический режим			
			пределов развития		оптимума развития	наибольшей скорости развития
			нижнего	верхнего		
1	Яйцо	70	9,5	35	22—30	30—31
2	Гусеница	435	9,2	35	28—30	31—32
3	Пронимфа	10	20,5	35	28—30	32—34
4	Куколка	132	10	35	20—28	30—33
5	Созревание самок	64	7,0	34	23—28	29—31
	Общая сумма	711				

3. КОРМОВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Существенным для дальнейшего изложения является вопрос о степени приспособленности кукурузного мотылька к пище. Имеющиеся в литературе данные, основанные почти нацело на наблюдениях в поле, характеризуют наш объект как широкого полифага, способного питаться несколькими сотнями видов растений (Hodgson, 1928; Dicke, 1932) без какого-либо предпочтения тех или иных видов. По другим данным, наблюдается известная кормовая специализация; так, Neiswander, Huber and Slater (1928) указывают, что максимальное число яиц и гусениц кукурузного мотылька наблюдается на видах Polygonum (P. persicaria и P. pensylvanicum) и несколько меньшее на кукурузе. На связь кукурузного мотылька с видами гречишек указывают также наблюдения Poos (1927) о предпочтении, близко родственным кукурузному мотыльку Pyrausta ainsliei видов Polygonum.

По сведениям Roubaud (1928), в Европе наиболее предпочитаемым растением является Artemisia vulgaris, причем, по его данным, наблюдается даже трофическая диференциация кукурузного мотылька на две расы: северную, связанную с Artemisia, характерную моновольтинным циклом, и южную, специализованную на кукурузе, поливольтинную; пищевая диференциация (конопля и кукуруза) предполагается и для Восточной Европы, а Babcock (1927) и для Северной Америки. В противоположность этому Hase (1928) отрицает предпочтение кукурузным мотыльком Artemisia vulgaris; на это же указывает и Eckstein (1930).

Для исследования кормовой специализации нами были использованы северные особи, собранные в природе на конопле, и южные, собранные в природе на кукурузе (Южная Украина и Новгород-Северский); потомство этих особей воспитывалось на кукурузе и конопле для каждой из групп, и, кроме того, воспитание проводилось при низкой и высокой температуре. В табл. 9 приведены данные лишь для северных особей; видно, что общая смертность при развитии на обоих растениях оказалась одинаковой, но на конопле меньшая смертность была в младших стадиях, а на кукурузе в старших. Аналогичные результаты были получены и для южных особей. Как те, так и другие давали одно или несколько поколений в зависимости от термического режима при росте.

Таблица 9. Вымирание по стадиям гусениц кукурузного мотылька при питании коноплей и кукурузой (северная «форма»)

Название питающих растений	Вымирание по стадиям в % (при 28°)					Общая смертность в %	Вес пронимф в мг	Число особей
	1	2	3	4	5			
1. Кукуруза	4	2	13	7	0	36	86,1(116—61)	50
2. Конопля	1	6	1	6	12	35	46,1(64—31)	100

Изучение влияния кормовых растений произведено на гусеницах, только что вышедших из яиц и помещавшихся в числе 50 в большие пробирки с тем или иным кормовым растением; в пробирках поддерживалась влажность воздуха, близкая к полному насыщению. Пробирки помещались в термостат в температуру оптимум. Степень вымирания гусениц на разных растениях была очень различной, но длительность развития первой стадии менялась слабо; результаты по наиболее важным из исследованных видов растений приведены в табл. 10.

Таблица 10. Влияние кормового растения на развитие гусениц кукурузного мотылька первой стадии

№ п/п.	Название растений	% гибели	Длительность развития (сутки)
1	Zea mays	0	2,5
2	Poa pratensis	10	3,0
3	Cannabis sativa	0	2,5
4	Polygonum aviculare	0	2,0
5	Betula verrucosa	0	4,0
6	Alnus glutinosa	7	4,5
7	Ulmus campestris	3	3,5
8	Potentilla sp.	0	2,0
9	Querqus pedunculata	10	3,0
10	Asperagus sp.	23	5,0
11	Sambucus racemosa	18	4,5
12	Urtica dioica	20	3,0
13	Aegopodium podagraria	20	3,0
14	Cirsium arvense	23	5,0
15	Pyrethrum suaveolans	18	3,0
16	Plantago sp.	37	4,5
17	Pirus malus	40	3,0
18	Pirus aucuparia	40	4,0
19	Populus alba	47	4,0
20	Geum urbanum	47	4,0
21	Chenopodium album	60	4,0
22	Ranunculus acer	80	5,0
23	Salix sp.	87	4,0
24	Lamium album	93	3,0
25	Solanum tuberosum	100	—
26	Nicotiana tabaccum	100	—

Выводом из этой серии экспериментов является положение, что кукурузный мотылек, являясь широким полифагом с первой стадии гусениц, тем не менее имеет ясную кормовую специализацию на растениях групп Urticales, Polygonales, отчасти Fagales и некоторых Glumiflorae; значительно менее благоприятны виды Salicales, Rosales,

Compositae и ряд других и, наконец, для молодых гусениц совсем не пригодны для питания Labiatae, Solonaceae и некоторые Ranales.

4. ЗОНЫ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРИЧИНЫ ИХ ДИФЕРЕНЦИАЦИИ

Кукурузный мотылек, будучи видом широко распространенным, тем не менее ограничен преимущественно палеарктикой; в Северной Америке он заселяет восточные штаты, Южную Канаду и отчасти западные штаты (Калифорния, Вашингтон); в Америке, однако, распространение достаточно ясно лишь там, где кукурузный мотылек является видом массовым и экономически важным, тогда как области его распространения как вида изучены слабо.

На основании просмотра фаунистической литературы, прикладных работ, а также коллекционных материалов и материалов по распро-



странению кукурузного мотылька в Северной Америке, любезно предоставленных мне McDunnough (Ottaawa), мной составлена карта распространения этого вида (рис. 1). Из известных данных не нанесены лишь точки для Южной Америки, где известны местонахождения кукурузного мотылька в Аргентине, но сколько-нибудь точных данных нет, и для Зондских островов, где известен P. salentalis Shell., одними считаемый за подвид от P. nubilalis Hb., а другими принимаемый за особый вид. Для Капской колонии известен завоз кукурузного мотылька, но данных по его распространению мной не найдено и возможно, что он там не акклиматизировался или был полностью уничтожен; эти точки также не помечены[1].

Кроме нанесения общего распространения (вертикальная штриховка), в пределах ареала выделены области высокой численности

[1] Прикладная и фаунистическая литература мной не цитируется ввиду очень большого числа (несколько сотен) названий; ниже приведены лишь важнейшие из прикладных работ.

кукурузного мотылька как вида (сетка), а области массового количества, отмечены черным в пределах второй зоны.

Из этого подразделения ареала видно, что хотя ареал распространения кукурузного мотылька и широк, высокая его численность наблюдается на ограниченных территориях, разделенных друг от друга значительными расстояниями—в восточных штатах Северной Америки и в примыкающих частях Южной Канады, в средней и юго-восточной Европе и в юго-восточной Азии.

Наблюдения над стациальным распределением кукурузного мотылька показывают тесную связь этого вида с влажными биотопами как в Евразии, так и в Америке. Transeau (1927), а также Huber и Neiswander (1927) указывают, что в Америке кукурузный мотылек заселяет территории, представляющие или ранее представлявшие болота и болотистые леса со свойственной этим биотопам флорой (Phragmites communis, виды Carex и др.); возвышенные более сухие территории избегаются. Аналогичное распределение кукурузного мотылька по стациям констатировано в Европе Parker, Thompson, de Rippas и Kozlovsky (1929); для СССР также имеются указания о связи кукурузного мотылька с влажными местами (поймами). Более сухие территории заселяются этим видом только в случае наличия высокого травостоя (например, конопляные или кукурузные поля).

Пользуясь приведенной характеристикой биотопов, населяемых кукурузным мотыльком, и его географическим распространением, можно произвести сравнение этих данных с описанными выше физиологическими признаками. Наличие высокой степени эврифагии кукурузного мотылька отодвигает на задний план роль пищи, выдвигая значение климатических влияний. Ранее на основании экспериментального изучения влияния тепла и влажности кукурузный мотылек был характеризован нами как вид термофильный, гигрофильный, но в то же время стенохумидный. Из простого сопоставления изложенных данных видно полное их согласие. Ареал очень полно отражает физиологические требования вида, выделяя высокой численностью населения теплые и влажные территории. Особенно благоприятны территории, характеризуемые средней температурой лета (VI, VII, VIII) выше 20° и количеством летних осадков 200—300 мм (склоны Альп, особенно на юг, Прикарпатье, Западная Украина, Северный Кавказ, Южное Уссури, восточные штаты Сев. Америки).

Распространение на север также ограничивается термическим режимом, но не зимнего периода, а количеством летнего тепла. Высокая степень холодостойкости зимующих пронимф исключает абсолютное значение зимних минимумов, хотя в связи с условиями зимовки может наблюдаться вымирание известного, иногда значительного, числа особей (Barber, 1924; Stirrett, 1931).

Значение суммы летнего тепла в распространении на север кукурузного мотылька, повидимому, первостепенно. Пользуясь нижними пределами развития отдельных фаз и необходимыми им суммами тепла (табл. 8), я подсчитал суммы летнего тепла[1] для разных пунктов в области северной границы распространения; пункты, где количества летнего тепла только достаточно для развития одного поколения, соединены сплошной черной линией (рис. 1). Нетрудно видеть, что распространение кукурузного мотылька очень полно согласуется с вычисленной (по средним многолетним) северной границей распространения. Для некоторых пунктов в области северной

---

[1] О методе вычисления специфических сумм тепла см. в работе Zwölfer (1934) по монашенке и в моих работах по капустной белянке и совке-гамме; индекс в табл. 11 обозначает отношение суммы тепла данного места, вычисленной по показателям для кукурузного мотылька, к цифре 711—суммы тепла, определенной нами экспериментально.

границы распространения я привожу вычисленные суммы тепла и индексы (табл. 11).

Таблица 11. Суммы тепла, необходимые для развития кукурузного мотылька (по показателям, установленным экспериментально) для некоторых пунктов северного предела распространения

№ п/п.	Название территории	Сумма тепла	Индекс	№ п/п.	Название территории	Сумма тепла	Индекс
1	Лондон	762	1,07	7	Киров	545	0,77
2	Копенгаген	484	0,68	8	Оренбург	1202	1,69
3	Варшава	811	1,14	9	Омск	706	1,00
4	Вышний Волочок	547	0,77	10	Ачинск	553	0,78
5	Владимир	692	1,00	11	Иркутск	529	0,76
6	Вологда	534	0,75	12	Благовещенск	920	1,29

Необходимо указать, что в некоторых местах фактические данные, вычисленные по многолетним средним, показывают, что сумма тепла меньше физиологически необходимой. Это, однако, находит себе объяснение в условиях стациального распределения и в колебаниях климата по годам. Так, в Дании и Южной Швеции полный цикл развития кукурузного мотылька заканчивается лишь в теплые годы; это же констатировано в Эстонии и в некоторых других пунктах близ северной границы распространения. Суммы тепла по средним многолетним для развития мотылька здесь недостаточны, но в теплые годы количество тепла покрывает физиологические его требования.

Вопрос о числе поколений кукурузного мотылька в литературе запутан; широко принята теория о двух расах кукурузного мотылька: моновольтинной и поливольтинной. Фактическое распределение числа поколений на территории распространения кукурузного мотылька видно из табл. 12, где приведены наиболее интересные данные по наблюдениям разных авторов.

Таблица 12. Число поколений кукурузного мотылька в разных пунктах ареала распространения

№ п/п.	Название территории	Число поколений	Автор и год
1	Северная Франция	1	Feytand, 1931
2	Бельгия	1	Crumrugghe de Piquendaele, 1919
3	Нидерланды	1	
4	Копенгаген	1	Krogh, 1928
5	Воронеж	1	Добродеев, 1921
6	Орел	1	Андреева, 1930
7	Новгород-Северск	1	Ладыженская, 1935
8	Огейо	1	Huber and Neiswander, 1924
9	Онтарио	1	Ceasar, 1924
10	Нью-Хэмпшайр	1,5	O'Kane and Loury, 1927
11	Ворошиловск	1,5	Щеголев, 1934
12	Южная Франция (Gironde)	2	Schirber, 1924
13	Венгрия	2	Bakò, 1918
14	Ростов н/Д.	2	Добродеев, 1921
15	Тбилиси	2	Уваров, 1919
16	Мичиган	2	Bottger and Kent, 1931
17	Орегон	2	Felt, 1921
18	Хоккайдо	3	Tanaka, 1928

Из этих данных видно, что северная часть ареала кукурузного мотылька, т. е. область наибольшего его распространения характери-

зуется одним поколением; два и более поколений наблюдаются на южных территориях, которым свойственно высокое увлажнение. Выше указывалось, что вольтинизм кукурузного мотылька может в значительной мере определяться термическим режимом гусеничного периода. Обширность территории, где наблюдается одно поколение, стоит в связи с большой суммой тепла, необходимого для развития этого вида, и связана с относительной редкостью необходимых для него условий влажности на юге. Тем не менее всюду (Средняя Европа, Северный Кавказ, Дальний Восток, Восточные штаты Америки), где есть эти условия, наблюдается развитие нескольких поколений кукурузного мотылька.

Выводы

1. Преимагинальные фазы развития кукурузного мотылька в высокой мере гигрофильны; особенно стенохумидны и гигрофильны яйца и молодые гусеницы; гигрофильны же, но более приспособлены к неустойчивой влажности пронимфы и куколки.

2. Термический оптимум развития преимагинальных фаз лежит при температуре 25—30°; куколкам свойственна большая эвритермность и более низкий термический оптимум. Сумма тепла, необходимого для развития полного поколения, равна 711 градусо-суткам.

3. Диапауза пронимф определяется термическим режимом при развитии гусениц; граница температуры при росте, ниже которой наблюдается диапаузирование всех пронимф, лежит близ 20°, напротив, термический режим при росте выше 26° приводит к окуклению всех пронимф без диапаузы.

4. Будучи широким полифагом, кукурузный мотылек все же специализован на питании растениями групп Polygonales и Urticales и отчасти Fagales и Glumiflorae.

5. Расовой диференцировки по роду пищи в пределах СССР у кукурузного мотылька не наблюдается; не констатировано также наследственно закрепленного моно- или поливольтинизма. Северные особи или, напротив, южные могут давать несколько поколений без перерыва или диапаузировать в первом поколении в зависимости от термического режима при росте.

6. Ареал распространения кукурузного мотылька охватывает преимущественно умеренную зону северного полушария; на юг кукурузный мотылек распространен лишь по влажным стациям. Распространение на север ограничено термическим режимом лета, именно суммой тепла, необходимого для развития одного полного поколения; зимние минимумы не имеют значения в распространении на север.

7. Распространение кукурузного мотылька очень полно отражает физиологические признаки, установленные экспериментально; будучи термофильной и гигрофильной формой, он находит условия для массового размножения во влажном и теплом климате Восточных штатов Америки, Средней Европы и Юго-восточной Азии. Низкая температура лета и сухость являются факторами, определяющими границы распространения этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Babcock K., Ecology, 8, p. 45—59, 1927.—2. Id., Ecology, 8, p. 177—193, 1927.—3. Barbar G., Ecology, 7, p. 143—162, 1926.—4. Id., Journ. Econ. Entom., 18, p. 496—502, 1925.—5. Cook W., Ecology, 7, p. 37—47, 1926.—6. Id., Ecology, 10, p. 282—293, 1929.—7. Dicke F., Journ. Econ. Entom., 25, p. 868—878, 1932.—8. Добродеев А., Просяной или кукурузный мотылек. Труды 2-го Всероссийского энтомо-фитопатол. съезда, стр. 123—128, 1921.—9. Eckstein F., Anz. Schädlingskunde, 11, p. 44—47,

1930.—10. Hase A., Arb. Biol. Reichsanst., 17, p. 301—319, 1929.—11. Тот же, Zeitschr. angew. Ent., 17, p. 1—52, 1930.—12. Hodgson B., Techn. Bull., U. S. Dept. Agric., 77, pp. 63, 1928.—13. Huber L. and Neiswander C., Journ. Econ. Entom., 20, p. 337—341, 1927.—14. Huber L., Neiswander C. and Slater R., Bull. Ohio Agric. Exper. Stat., 429, pp. 196, 1928.—15. Кожанчиков И., Труды по защ. раст., сер. 1 (19), стр. 1—36, 1936.—16. Кожанчиков И., Защита раст., № 11, стр. 40—57, 1936.—17. Кожанчиков И., Защита раст., 14, стр. 49—61, 1937.—18. Kuwayama S., Trans. 4th Int. Congr. Ent. Ithaca, 2, p. 100—109, 1929.—19. Ладыженская Л., Защита раст., 4, стр. 79, 1935.—20. Лозина-Лозинский Л., Докл. Акад. наук СССР, 2 (3/4), стр. 328—332, 1935.—21. Mellanby K., Parasitology, 27, p. 111—122, 1935.—22. Мончадский А., Защита раст., 3, стр. 39, 1935.—23. Neiswander C. and Huber L., Journ. Econ. Entom., 20, p. 344—351, 1927.—24. Parker H. and Thompson W., Journ. Econ. Entom., 22, p. 183, 1929.—25. Poos F., Ohio Journ. Sci., 27, p. 47—94, 1927.—26. Roubaud E., C. R. Acad. Sci. Paris, 186, p. 792—793, 1928.—27. Roubaud E., Intern. Congr. Corn-borer Invest. Ici. Rep., 2, p. 1—21, 1929.—28. Рубцов И., Труды защ. раст. Вост. Сиб., 2 (4), стр. 4—24, 1935.—29. Щеголев В., Кукурузный мотылек, Ленинград, изд. ВАСХНИЛ, стр. 1—63, 1934.—30. Sterrett G., Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario, p. 48—52, 1931.—31. Thompson W. and Parker H., Bull. Ent. Reas., 18, p. 359, 1927—1928.—32. Transeau E., Ecology, 8, p. 285—288, 1927.—33. Wilke S., Arch. Naturgesch., 91, p. 31—72, 1925.—34. Uvarov B., Ecology, 13, 1932.—35. Zwölfer W., Zeitschr. angew. Ent., 21, p. 333—384, 1934.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERS OF PYRAUSTA NUBILALIS Hb

I. W. Kozhantshikov (Leningrad)

Summary

The present paper represents an investigation of the reaction of Pyrausta nubilalis to the influence of temperature and atmospheric humidity during the development and of the geographical distribution of this species; the food plants and food selection were also studied. The following summary of this investigation could be given.

1. The preimaginal stages of Pyrausta nubilalis are highly hygrophilic: the most hygrophilic are the eggs and larvae of the first stage, the lowering of the atmospheric humidity to 90—80% being fatal to their development; the larvae of older stages are also highly hygrophilic and characterised by the active boring reaction; a greater adaptation to the inconstant conditions of atmospheric humidity was observed in pupae and pronymphs in diapause although the latter are also highly hygrophilic during the period of pupation.

2. The eggs, larvae and pronymphs of Pyrausta nubilalis are thermophilic; the optimal thermal conditions of their development correspond to 25—30° C; the thermal conditions optimal to the pupal development were observed at a somewhat lower temperature, namely about 20—28° C. The total number of the degree-days per whole generation of Pyrausta nubilalis is equal to 711 (see table 8).

3. The diapause of the pronymphs of Pyrausta nubilalis depends upon the thermal conditions of the larval growth period. A temperature below 20° during the development induces the diapause in all of pronymphs; a temperature above 26° the period of growth, on the contrary, results in the pupation of all of them without any diapause. A temperature between 20° and 26° gives a diapause in a part of the pronymphs.

4. During the dormant period the pronymphs loose much water; after this period the water content increases by water intake. The larval development under optimal conditions (above 26° C) causes in pronymphs, during the pupation, no decrease in water content.

5. The pupation of the pronymphs of Pyrausta nubilalis which enter the diapause, could not be induced by placing them under optimal thermal conditions, high humidity or other stimuli. Only after a period

of some months a part of pronymphs pupated under favorable conditions; the normal pupation of pronymphs was observed only after a period of six months of diapause.

6. In general Pyrausta nubilalis could be characterised by an extreme polyphagy, although a certain degree of specialisation of larvae of the first instar was observed. Polygonales and Urticales and partly Fagales and Glumiflorae represent the most favourite food plants.

7. No food differentiation of southern and northern individuals (in the European URSS) living under natural conditions was observed. There is no correlation between mono- or polyvoltinism and the northern or southern origin of animals, the voltinism being changed by the influence of temperature during the growth period. In both groups of individuals there were observed mono- or polyvoltinic ones affected by the temperature of the growth period.

8. The geographical distribution of Pyrausta nubilalis (see fig. 6) belongs to the moderate zone of the northern hemisphere; the southern territories are inhabited by this species only in humid countries. The northern limit of distribution is determined by the summer thermal conditions, namely, by the number of «degree-days» necessary to the development of the preimaginal stages, but not by the winter low temperatures. The winter minima influence probably only the variation in the density of population of Pyrausta nubilalis.

9. The geographical distribution is closely connected with the physiological characters discovered experimentally. The thermophilic and hygrophilic European corn-borer shows the highest density of population in warm and humid countries—in the Eastern States of N. America, Central Europe and South-Eastern Asia. The distribution is limited by the insufficient thermal condition of the summer or by the low atmospheric humidity; both factors are of the greatest importance for the increase of population.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

К ВОПРОСУ О ВЫМИРАНИИ НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ ГРЫЗУНОВ В ПОЗДНЕ-ЧЕТВЕРТИЧНОЕ И ИСТОРИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ

А. Н. Формозов

Из института зоологии МГУ

1. ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ СБОРЫ В ОКРЕСТНОСТЯХ СТАНЦИИ ДЖУРУН

При работе по экологии грызунов и хищных птиц близ станции Джурун Ташкентской железной дороги в Актюбинской области Казахской ССР летом 1933 г. мной и сотрудниками экспедиции Научно-исследовательского института зоологии Московского университета проводилось коллектирование остеологического материала. Эти сборы, давшие несколько интересных находок и послужили материалом для настоящего сообщения. Большинство костей собрано на сусликовинах — холмиках земли, выброшенной Citellus pygmaeus при рытье нор. Под действием дождя и ветра на разрушающейся поверхности свежего выброса кости начинают обнажаться и становятся заметными как белые включения в глинистой массе холмика. Часть костей, найденных на сусликовинах, попадает сюда не из глубоких слоев подпочвы, а является остатком от размытых погадок хищников. Хищные птицы этого района (орлан-долгохвост, степной орел, канюк-курганник, степные луни и др.) охотно присаживаются на разного рода возвышения почвы, высматривая отсюда грызунов.

Часть костей мелких животных собрана в степи вне участков, перерытых грызунами. Наконец, большинство остатков степной пеструшки (Lagurus lagurus) найдено близ колоний этого вида, обильно рассеянных по степи после массового размножения 1932 г. Некоторые кости пеструшек имели клочки кожи, сухожилия и тому подобные части, легко разрушающиеся от времени. Очевидно, большинство наших сборов по этому виду относится к последнему подъему численности пеструшки (1932), сменившемуся в 1933 г. довольно быстро ее вымиранием. Таким образом, наш остеологический материал в отношении его возраста является весьма неоднородным. Часть его, относящаяся к более крупным зверькам (суслик, желтая пеструшка, слепушонка и др.), собранная на сусликовинах, была выброшена зверьками вместе с землей из древних, исчезнувших нор и является наиболее старой. Кости, найденные на степи вне перерытых участков (например, большинство остатков Lagurus lagurus), принадлежали, повидимому, зверькам, погибшим совсем еще недавно. Бросалось в глаза при экскурсиях по солонцеватым и комплексным участкам степи исключительное обилие мелких костей, лежащих на поверхности почвы. При раскопке нор кости нередко попадаются и в земле. Невольно создается впечатление, что эти степные равнины Казахстана являются каким-то грандиозным кладбищем множества поколений грызунов и других мелких млекопитающих. Если серая пеструшка населяла степи во время нашей работы с достаточной плотностью (до 165 зверьков на 1 га), то в отношении суслика, тушканчика, слепушонки сказать этого совсем нельзя. Плотности засе-

ления стаций этими видами были незначительны и обилие костей может быть объяснено или длительным накоплением последних за большой ряд лет, или же большой густотой грызуньего населения в прошлом. К решению этого вопроса можно подойти лишь после систематического разбора собранного материала, к которому мы и переходим. Отмечу только, что, повидимому, почвенные и метеорологические условия южной степи (малое количество осадков, слабая водопроницаемость поверхностного горизонта почвы) содействуют сохранению костей в течение очень большого периода.

Мы собирали почти исключительно кости черепа, как легко поддающиеся точному определению. Из их числа особенно часто встречались кости нижней челюсти, в огромном большинстве случаев разрозненные (одна правая или левая ветвь); поэтому при подсчете животных по нашему материалу мы считаем возможным придерживаться такой методики—каждую отдельную часть черепа считать за «1 особь».

Данные анализа остеологического материала сведены в табл. 1.

Таблица 1. Состав фауны окрестностей станции Джурун по данным анализов остеологического материала

Наименование видов	Количество особей (не менее)	Современное состояние вида в районе наблюдений
Erinaceus rumanicus, Bar.—Ham	2	Редок; найдены только кости черепа
Hemiechinus auritus Gmel	1	Обычный, равномерно расселенный вид
Putorius eversmanni Less	4	Обычен
Mustela nivalis L.	4	Обычна
Citellus pygmaeus Pall.	397	Обычный грызун. Имеются древние колонии с большими «сусликовинами» и немногочисленные новые поселения. Плотность 0—20—200 нор на 1 га
Citellus rufescens Keys et Blas	12	Сравнительно редок, распространение спорадичное
Allactaga jaculus Pall.	7	Обычен
Allactaga elater Licht.	1	—
Mus musculus wagneri Eversm	1	Обычна
Cricetus cricetus L.		Обычный, но сравнительно немногочисленный вид со спорадичным распространением
Mesocricetus eversmanni Br.	13	Обычен
Microtus arvalis Pall	5	Обычна, населяет только разнотравные участки в долинах
Microtus (Stenocranius) gregalis Pall	1	Обычна по речкам (которых очень мало)
Arvicola terrestris L.	1	
Ellobius talpinus Pall.	80	Обычна, но немногочисленна
Lagurus lagurus Pall.	399	Массовый, доминирующий вид
Lagurus luteus Eversm.	41	В современной фауне отсутствует (вымерла)
Saiga tatarica L.	1	В современной фауне отсутствует (истреблена человеком)

Относительно части перечисленных видов нужно сделать некоторые замечания. Слепушонка у станции Джурун, по нашим наблюдениям, была сравнительно малочисленна и очень неравномерно распространена.

Небольшие колонии встречены на злаковых ассоциациях в долине Кульдемен—Темира, на солонцах с черной полынью и на ковыльном плато у станции. Найденные «городки» слепушонок были разделены участками площадью по нескольку квадратных километров, совсем не имеющими кучек, характерных для мест, где роется этот грызун. В то же время кости слепушонок обычны на степи и зачастую находятся в тех местах, где при самом тщательном осмотре невозможно открыть следов старых кучек. Создается впечатление, что слепушонка населяла (быть может, и не одновременно) большинство подходящих стаций в районе наших исследований (многие кости слепушонки были давние и заметно пострадали от разрушения).

Степная пеструшка—грызун, доминирующий в местной фауне мелких млекопитающих. Количество нор в 1933 г. достигало нескольких тысяч на 1 га. Многие виды степных хищников питались тогда преимущественно степной пеструшкой. Максимум численности приходился, видимо, на 1932 г., так как в 1933 г. уже среди лета мы наблюдали быстрое уменьшение зверьков. К весне 1934 г. пеструшка вымерла почти полностью. Обильный остеологический материал, собранный нами на колониях, обязан своим появлением вымиранию зверьков. Животные, погибшие в норах или у нор, отброшенные в сторону при роющей работе живых пеструшек и обработанные насекомыми, оставляют следы в виде костей и клочков кожи.

В наших сборах имеются 26 полных черепов, 205 черепов без нижней челюсти, 67 целых нижних челюстей (найденных без черепов) и 101 половинка нижних челюстей (правые и левые ветви). Среди этого материала оказались два черепа с аномальным развитием отдельных частей. Один череп имел резкое искривление всей левой части, начиная от межглазничного сужения, влево от продольной оси тела. Интересно, что этот зверек, несмотря на такое уклонение от нормы, дожил до старого возраста. Другой череп имел неравномерной длины резцы: из верхних—правый был почти вдвое короче левого, концы обоих стерты не под прямым углом к продольной оси, а под острым. Соответственные изменения отмечены и в строении нижних резцов. Череп этой пеструшки может быть отнесен к группе взрослых (adultus).

Из всего числа имеющихся черепов удалось выделить 173 экземпляра, пригодные для того, чтобы разбить их на возрастные группы. Черепа, имевшие относительно широкое межглазничное сужение с совершенно плоской его верхней поверхностью, относились в первую группу «полувзрослых» (subadultus). Во вторую группу «взрослых» (adultus) отнесены черепа с отчетливо выраженным продольным желобком на более узком межглазничном пространстве. В третью группу «старых» (senex) попали черепа с резко перетянутым межглазничным пространством и глубокой продольной бороздкой, ограниченной по сторонам костными валиками, которые на половине своей длины сближаются настолько, что образуют характерный гребень. В каждой группе подсчитано также число черепов, имевших более или менее цельную черепную капсулу. Как и следовало ожидать, в первой группе таких черепов оказалось особенно мало—8,4%. Их слабо сросшиеся кости легко распадаются под влиянием выветривания. По этой же причине среди костей почти 400 пеструшек у нас совсем не оказалось черепов молодых зверьков. Именно в таком молодом возрасте погибает особенно много грызунов, и их кости должны были бы встречаться особенно часто, если бы они так же хорошо сохранялись, как и кости старых; поэтому изучение нашего материала даже для старших групп дает не вполне сравнимые данные о том, в каком возрасте умирают пеструшки. Мы все же приведем эти данные, так как материалов, касающихся возрастного состава популяций млекопитающих, опубликовано крайне мало и пополнение их весьма желательно.

Таблица 2. Распределение черепов пеструшек по возрастным группам

Полувзрослых (subadultus)	95 (55,6%)	Из них с более или менее целой капсулой 8 (8,4%)
Взрослых (adultus)	63 (36,4%)	» 11 (17,5)
Старых (senex)	15 (8,0%)	» 7 (46,6%)
Итого	173 (100%)	26

Сравнение показывает, что кости черепа полувзрослых пеструшек значительно быстрее разрушаются, чем кости старых. Из черепов старых сохранились 46,6%, а полувзрослых—только 8,4%. Этот вывод может иметь некоторое значение при определении давности вымирания мелких млекопитающих, прошлое распространение которых устанавливается по наличию костей в поверхностных слоях земли. На солонцах у станции Джурун мы нашли 13 черепов желтой пеструшки (Lagurus luteus Eversm.), 14 правых и 14 левых ветвей нижней челюсти, а всего кости 41 зверька. Все кости принадлежат старым или вполне взрослым особям. Самые тщательные

поиски нор или других следов деятельности Lagurus luteus не дали никаких результатов. Заливание водой нескольких тысяч нор при добывании грызунов на участках, где кости Lagurus luteus встречались нередко, также не дало ничего нового в этом отношении. Не встречен этот вид и в сотнях просмотренных нами погадок хищных птиц. Остается признать, что Lagurus luteus отсутствует среди ныне живущих грызунов исследованного района.

Изучение литературы показывает, что здесь мы имеем дело не с временным и частичным исчезновением грызуна, связанным с колебаниями численности, а, повидимому, с полным его вымиранием во всей северо-западной части ареала. Представляет большой интерес выяснить характер его прошлого распространения и по возможности установить дату его вымирания.

Из числа грызунов среднего размера на первых местах по числу найденных костей стоят серый суслик (397 особей), слепушонка (80), желтая пеструшка (41). Следует при этом отметить, что кости их мельче, чем, например, у рыжеватого суслика, хомяка и большого тушканчика, почему и отыскивать их труднее. Можно было бы думать, что отмеченное преобладание зависит от большей перерытости почвы на участках, где обычно селятся эти грызуны, в силу чего их кости чаще оказываются на поверхности. Однако это предположение опровергается тем, что кости слепушонки часто встречались на неперерытых грызунами местах. Сказанное относится и к части костей желтой пеструшки. Остается допустить мысль, что в поверхностных слоях почвы данной местности число костей этих трех видов больше, чем костей других форм. При этом желтая пеструшка является уже совершенно вымершим видом, слепушонка — видом обычным, но немногочисленным и спорадично расселенным, серый суслик—обычным, но не образующим особенно плотных колоний. Создается впечатление, что эта группа, сложенная из видов, свойственных по преимуществу южным степям и полупустыням, в недавнее время была здесь в большом расцвете, а сейчас как бы переживает депрессию. Невольно встает вопрос, не является ли эта депрессия одним из моментов длительного процесса угасания и отступания из Европы (с запада на восток) центральноазиатской фауны, отступания, начавшегося в глубине послеледниковой эпохи и продолжающегося у нас на глазах. Изучить это явление очень заманчиво; такое исследование может осветить неясные до сих пор причины больших и быстрых изменений в степных палеофаунах.

2. К ВОПРОСУ ОБ ИСТОРИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ ГРЫЗУНОВ

Установив вымирание желтой пеструшки в исследованной нами местности, попытаемся выяснить дату ее исчезновения и современные границы распространения.

Эверсман описал «желтого землероя» в 1840 г. первоначально как особый вид слепушонки (Georychus luteus). Впервые этот зверек упоминается еще в 1823 г. Лихтенштейном под именем Hypudens migratorius (Ed. Eversmann, Reise von Orenburg nach Buchara, 1823, Berlin).

В позднейшей работе (1850) Эверсман так очерчивает границы распространения своего «Myodes luteus»: «Этот землерой обитает в южных песчаных степях, особливо там, где почва поросла кустарниками, как, например, саксаулом (Anabasis ammodendron), торлоком (Calligonum Pallasii), караганой (Robinia frutescens) и другими, растущими по песчаным местам. К северу эта порода не распространена далее 47° северной широты, но от запада к востоку отечество ее распространения от Каспийского моря до границ Китая. На правом берегу Урала, в степях между Гурьевом и Астраханью ее нет. Как кажется, всего чаще животное это попадается в местах песчаных, поросших саксаулом. На Усть-Урте в подобных местах оно также встречается». Повидимому, нижнее течение реки Урала во времена Эверсмана было западной границей желтой пеструшки. Подтверждением этому может служить экземпляр коллекций Зоологического института Академии наук СССР № 89 с крайне лаконичной этикеткой «У р. Урал.? Перовский». Я просмотрел коллекции ЗИН с целью установить годы, в которые Lagurus luteus была встречена путешественниками и натуралистами, посещавшими степи Казахстана и Средней Азии. Оказалось, что имеются, кроме уже упомянутого экземпляра, на этикетке которого год не обозначен, следующие материалы:

1826 г. Усть-Урт. Эверсман
1843 г. Западная Сибирь. А. Шренк (3 экз.)
1849 г. Кара-Кум. Эверсман
(4 экземпляра, собранные Романовым)
1851 г. Барсуки. Эверсман

Кроме того, имеются четыре экземпляра, доставленные Леманом с кратким обозначением местонахождения «Киргизская степь». Он путешествовал, как известно, в 1841/42 г. и его сборы относятся ко времени работы Эверсмана (Alexander Lehmann's Reise nach Buchara und Samarkand in den Jahren 1821 und 1842, St. Peterb., 1852). Из примечания Брандта в дополнение к указанному труду Лемана выясняется, что экземпляры, доставленные последним, были с Эмбы и восточного берега Каспия.

Ал. Шренк, который доставил пеструшек с этикеткой «Западная Сибирь», путешествовал в сороковых годах по Казахским степям. Он ловил L. luteus в Прибалхашье (Schrenk Al. Bericht über eine im Jahre 1840 in die ostliche Dsungarische Kirgisensteppe unternommende Reise Beitr. Kennt. d. Russ. Reichs, St. Petersb., 1845). Создается впечатление, что каждое путешествие первой половины XIX века в Приаральские полупустыни и пустыни давало возможность коллектировать желтых пеструшек. Очевидно, эти грызуны были тогда совсем нередкими. На основании перечисленных находок обычно делались все позднейшие описания ареала Lagurus luteus в СССР. В недавней работе Б. С. Виноградова (1933) о желтой пеструшке сказано так: «Найдена на реке Урале и в других пунктах Казахстана, на Усть-Урте, в Каракумах, встречается также в Китайском Туркестане, Джунгарии и Монголии».

Но в том же 1933 г. А. М. Беляев (1933), обработавший коллекции, собранные казахстанскими организациями по борьбе с вредителями сельского хозяйства (около 4 000 грызунов), и материалы ЗИН по грызунам Казахстана, пришел к выводу, что с середины XIX столетия в области между Каспием и границами Китая Lagurus luteus никому не встречалась. В самом деле ее не упоминает ни Н. А. Северцов (1873), ни Г. С. Карелин (1875), основательно знавший фауну Оренбургских степей и много путешествовавший по прилегающим областям, ни тем более Никольский (1892), работавший в Приаральских степях, и многие другие путешественники. Если в девятнадцатом веке одиночки-натуралисты, исследовавшие обычно флору и фауну, быт народов и еще многое другое одновременно, могли легко просмотреть этого зверька, то совершенно невозможно допустить такое предположение в отношении зоологических экспедиций последних двух десятилетий. Десятки наблюдателей, которые не только работают в экспедициях, но живут в степи и пустыне месяцами, не могли бы не заметить этого колониального грызуна, если бы он сохранился в фауне. Накоплены огромные коллекционные материалы, собраны экземпляры новых видов, трудно доступных для наблюдения, а Lagurus luteus не встречена никем.

В наших пределах ее нужно считать окончательно вымершей формой. Само вымирание произошло в срок, меньший чем полустолетие. Между тем из стран Центральной Азии неоднократно поступали свежие коллекционные материалы по Lagurus luteus в годы, когда у нас она уже не встречалась. В просмотренных коллекциях ЗИН имеются сборы за следующие годы:

1877 г. (зима). Река Кобдо, Березовский
1890 г. (октябрь). Окрестности Гучена. 10 экземпляров, сборы братьев Грум-Гржимайло
1894 г. (май). Оазис Оа-Чжоу, хребет Нань-Шань. Экспедиция Роборовского и Козлова
1924 г. (октябрь). У родника Тусум, в горах Хунчу (хошун Бишерельтугуна) Монгольской народной республики (сборы В. Козакевича).

Американская экспедиция собрала желтых пеструшек в нескольких местах Гоби (Монгольская народная республика, Цаган-Нор, Лох, Уссук, Арца-Богдо). Gl. M. Allen (1924), обработавший эти сборы, называет нашего зверька Lagurus przewalskii (Büchn.), но последняя форма есть не более как центральноазиатский подвид Lagurus luteus. Бихнер описал свою Eremiomys przewalskii по сборам известного путешественника Н. М. Пржевальского из северного Цайдама (1 августа 1879 г.) и урочища Гас (к югу от Лоб-Нора на Северотибетском нагорье, ноябрь 1885 г.), где зверьки были довольно многочисленны. По наблюдениям Н. М. Пржевальского, норки пеструшек не глубоки, около них лежало заготовленное на зиму сено. Добывать пеструшек, видимо, было нетрудно, так как он доставил большую серию. Пеструшка, вымершая в арало-каспийских степях, как видим, продолжает благополучно существовать до наших дней в пустынях Центральноазиатского нагорья. Интересно отметить, что вымирание этого вида, охватившее за несколько десятков лет XIX века всю западную часть ареала, в более ранние эпохи устанавливается палеонтологическими находками и в тех местах, где Lagurus luteus не застал ни один из натуралистов. Кости желтой пеструшки найдены И. Г. Пидопличкой (1936) в лессовидном суглинке на глубине 17 м у села Покровского (Никопольского района) вместе с остатками сурка, большого земляного зайца, суслика и волка. А. А. Бируля (1930) нашел остатки Lagurus luteus в нескольких пещерах Крыма среди материала культурных слоев, относящихся к палеолиту (ашель, мустье, ориньяк, азиль). Наконец, Б. С. Виноградов (1922) установил наличие костей желтой пеструшки в материале из пещер по рекам Чарышу и Ханкару (притоки реки Оби), где эти кости были в близком соседстве с остатками тундрового грызуна—копытного лемминга Dicrostonyx torquatus. Малочисленность и разобщенность этих находок не дают пока возможности полностью выяснить картину расселения этого центральноазиатского вида в плейстоцене и голоцене за пределы современных пустынь и полупустынь.

Желтая степная пеструшка—далеко не единственный пример быстрого вымирания за короткий исторический срок.

Очень поучительна история сокращения ареала малой пищухи [Ochotona pusilla (Pall)], о прошлом распространении которой можно почерпнуть совершенно точные указания из «Путешествия» П. С. Палласа—натуралиста, впервые описавшего этого зверька. Малая пищуха и сейчас—единственный степной вид всего семейства Ochotonidae, встречающийся так далеко на западе. Во время путешествия П. С. Палласа (1759—1770) она была распространена значительно шире. В описании окрестностей Самары (1809, ч. I, стр. 234) мы найдем следующие строки. «Изо всех здешних степных зверьков почитается лучшим и особливого примечания достойным земляной заец (см. его изображение под именем Lepus minutus в сочинениях Академии наук). Сей зверек водится в зарослых кустами и травами местах, где вырывает себе нарочито глубокие норы со многими ходами... В сумерках выходит из норы: ищет себе пищи и как к вечеру, так и при восходе солнца кричит громким и почти перепелиному подобным голосом, который слышен за несколько верст. Я видел сих земляных зайцев по обеим сторонам Волги, по всей Самаре, также при реках Кинели и Яике даже до самой соляной степи. Немногие деревенские жители знают, что за зверек кричит в сумерках таким голосом, который в сих местах столь часто слышен. Некоторые по сему голосу зовут его «чокушка», а татары—«сулган». В маршрутных заметках Паллас несколько раз упоминает малую сеноставку. 21 июня 1759 г. по пути от Черкасска

(на реке Кинели) к Борской на реке Самаре, за деревней Кулгуком он отмечает: «...множество находится малых земляных зайцев». 25 июня в лощине у реки Самары (между Новосергиевским и Полтавским редутами): «...в оврагах много было малых земляных зайцев и тарбаганов». 24 июля—Воровской ров (у реки Иртека, недалеко от впадения в реку Урал): «...слышен был голос малых земляных зайцев». 11 августа—форпост Чеганский (близ впадения реки Чегана в реку Урал): «здесь слышал я голос маленьких земляных зайцев, но далее в сухой степи сии зверьки не водятся». В 1770 г. на дороге от слободы Куртамышской (между деревней Кислой и Ярками) он пишет: «...здесь в первой сего года раз слышал ночной крик малых зайцев или чекушек».

Семьдесят лет спустя Леман нашел сеноставок на реках Иргиз, Орь, а также в Оренбургских и Аральских степях, о чем говорит в дополнение к его путешествию (Reise, 1852) Брандт. Через столетие после Палласа Г. С. Карелин (1875) отмечает уже уменьшение количества пищух. По его словам, этот вид «почти исключительно живет по оврагам склонов Общего Сырта. Со времени посещения Палласом страны они не умножились, а уменьшились».

Западная граница современного ареала Ochotona pusilla выясняется из данных С. В. Кирикова (in litt), В. С. Бажанова (1928) и А. М. Беляева (1933). Кириков нашел пищуху в Башкирии по склонам реки Белой, близ хутора Иргизлы, в пойме Сакмары и на Соринском плато. Бажанов отметил Och. pusilla в 15 км к северу от среднего течения реки Бузулук. Беляев в пределах Казахстана считает ее западной границей верховья реки Ори. На восток она идет до северо-западного Алтая и Тарбагатая, а в восточной части Казахского Нагорья (Каркалинск—Коунрад)—очень многочисленна, так же как и в западном Тарбагатае. Здесь Б. А. Кузнецов находил ее даже в зарослях сорняков на дворах усадеб.

В плейстоцене и голоцене малая сеноставка заходила далеко на запад Европы (до Англии, Франции и Германии). Остатки ее известны там с мадлена. В четвертичных отложениях пещер Крыма А. А. Бируля (1930) установил наличие Och. pusilla во всех слоях ориньяка, а также в азиле. Бируля предполагает, что малая пищуха появилась на нашем юге в начале ориньякского потепления, т. е. раньше, чем в Западной Европе. В Крыму ей сопутствовали и другие степные азиатские виды, позднее вымершие и отступившие на восток (Lagurus luteus, Mesocricetus eversmanni, Allactaga elater).

За последние годы сделаны интересные находки костей Och. pusilla в условиях, которые не оставляют сомнений, что пищуха жила в Воронежской области и на Украине совсем еще недавно. Так, один из хорошо сохранившихся фрагментов черепа найден И. Г. Пидопличкой (1930) в современном черноземе на глубине всего 30 см (окрестности сел. Козацкого Звенигородского района, Уманского округа, УССР)[1]. Окружающая местность частью лесиста, частью имеет следы леса, уничтоженного человеком. Кроме костей пищухи, здесь же были обнаружены кости Spalax polonicus и Citellus suslicus, ныне в этой местности отсутствующих. Другим автором в каменной степи вместе с челюстью пищухи найдено много остатков слепышей и степных хорьков, которые теперь в этом районе редки. По мнению И. Г. Пидоплички, к которому нельзя не присоединиться, в Козацком причиной вымирания степных грызунов было наступление леса. В селении Ройках, Бердичевского района, Винницкого округа И. Г. Пидопличка (1934) нашел остатки малой сеноставки в разрушенных печах городища. Это дало возможность устано-

[1] Пидопличка считает, что пищуха жила здесь всего 150 лет назад.

вить, что Och. pusilla жила на территории современной Бердичевщины еще в XIII—XIV столетии (около 500 лет назад).

Другой своеобразный степной грызун—слепушонка (Ellobius talpinus Pall.), современное распространение которого на юге Европейской части СССР местами носит реликтовый характер, также заметно отступает на юг и восток из более влажных районов к области сухой степи и полупустыни. И. Г. Пидопличка (1930), найдя ископаемые остатки слепушонки в Глуховском районе Украины, отметил, что ее вымирание нужно целиком приписать изменению экологических условий, не только облесению, а просто смене растительности и увлажнению грунта. По его словам, слепушонка сохранилась на Правобережье Украины в Криворожском округе «как раз в том углу, который отличается большой засушливостью, и в Запорожском, и других степных округах». А. Чернай (1853) более 80 лет назад встречал слепушонку на Харьковщине, где позднее ее никто уже не находил, в связи с чем это указание было под большим сомнением.

Данилов (1868) упоминает слепушонку в списке фауны юго-восточной части в Орловской губернии, но ни С. И. Огнев (1908), ни О. Н. Горбачев (1915), работавшие позднее на этой же территории, Ellobius talpinus не нашли.

Ю. Симашко (1851) указывал, что слепушонка водится в Воронежской области[1]. Экспедиция С. И. Огнева, работавшая здесь в 1919—1922 гг. и сделавшая много интересных находок, совершенно не нашла слепушонки. Более того, не нашли слепушонки и Н. И. Калабухов, и В. В. Раевский (1930), работавшие несколько южнее, чем экспедиция С. И. Огнева,—в бывшем Донецком округе. Но в 1935 г. ботаник А. Г. Воронов поймал Ellobius talpinus близ села Белая Калитва. Повидимому, это самая северная точка нахождения слепушонки в данной полосе. Паллас в 1769 г. нашел Ellobius talpinus на Самарской Луке. М. Богданов (1871), который подтверждает это указание Палласа, говорит, что находил слепушонку «пока лишь в Симбирской губернии». Позднейшие наблюдения (Б. М. Житков, 1898) не установили здесь наличия этого грызуна. Однако близ города Вольска слепушонка сейчас многочисленна, это дает возможность предполагать, что на востоке европейской части ареала граница Ellobius talpinus менее сдвинулась к югу, чем на западе.

Толстая песчанка (Rhombomys opimus Licht.), форма, свойственная глинистым полупустыням и песчаным пустыням, в настоящее время не идет на запад далее нижнего течения Эмбы (самая западная находка сделана недавно А. М. Колосовым в Кос-Чагыле, на левом берегу реки Эмбы в 100 км от устья), но во времена Эверсмана эта песчанка еще встречалась, «хотя и редко, по нижнему течению Урала близ Сарачина», а несколько восточнее, видимо, была многочисленна («Кажется, животные эти суть жители западных степей по преимуществу, однако они также встречаются еще на восток и юго-восток от Мугозарских гор»). Следовательно, за 7—8 десятков лет западная граница R. opimus отступила к востоку приблизительно на 200 км. В связи с этим особый интерес получает находка, сделанная в окрестностях станицы Замьяны (бывшей Астраханской губернии). На правом берегу реки Волги, среди сыпучих песков, были найдены 10 костей Rhombomys opimus между многочисленными остатками тушканчиков и слепушонок. Следовательно, и в этом случае отступание вида к востоку, наблюдавшееся за последнее столетие, есть лишь один из этапов длительного процесса, начало которого относится к более глубокому прошлому.

---

[1] Северная граница ее ареала проходила тогда по 55° северной широты, если верить Ю. Симашко.

Последний пример—Spalax giganteus. Эверсман под именем «Spalax tiphlus Pall.» говорит без сомнения об этом виде, что нетрудно установить по его описанию. «Между Волгой и Уралом его нет и уже Паллас пишет, что он не проходит за Волгу, однако в степях на восточном берегу Каспийского моря и на той стороне Урала реки он попадается. Пойманный там экземпляр длиной около фута и имеет шерсть седого цвета с серебристым блеском на голове». А. М. Беляев (1933), обработавший обширные материалы по грызунам Казахстана, говорит, что ему известны всего две точки, где за последние годы достоверно найдены гигантские слепцы,—это верховья реки Эмбы, близ устья реки Темира и лесная дача Карагач, в 90 км на восток от города Джамбейты. В Казахстане, очевидно, сохранились лишь ничтожные по количеству особей реликтовые колонии S. giganteus, так как при наличии у нор больших своеобразных кучек земли просмотреть этого грызуна совершенно невозможно. Узкая полоса на северо-западном побережье Каспия, и сейчас еще густо населенная гигантским слепцом (от реки Кумы до Махач-Калы), тоже настолько мала по площади, что, вероятно, является лишь небольшим осколком когда-то более обширного ареала. Все говорит о том, что и этот грызун быстро вымирает, хотя быть может и от совсем иных причин, чем те, которые вызывают сокращение ареалов перечисленных видов[1].

Характерно, что большинство упомянутых нами грызунов—выходцы из Центральной Азии, из страны континентальных пустынь. Такова желтая пеструшка, распространенная от Джунгарии и Китайского Туркестана до восточных частей Северной Монголии и Цайдама. Такова слепушонка (Ellobius talpinus), свойственная, кроме юго-востока Европы, большей части Казахстана, югу Западной Сибири, Средней Азии и пустыням всей Монголии. Ochotona pusilla распространена от юга Башкирии и запада Казахстана на восток до Тарбагатая и принадлежит к подроду Ochotona, свойственному Центральной Азии.

Толстая песчанка (Rhombomys opimus) от низовьев Эмбы через Среднею Азию и Прибалхашье уходит в Джунгарию, Северную Гоби и Алашань.

Мелкие тушканчики (Allactaga elater, Alactagulus acontion, Scirtopoda telum), относительно которых имеются некоторые указания, тоже как будто говорящие об их отступании из южной полосы Европейской части Союза на восток, принадлежат к группе, особенно богато представленной в Средней и Центральной Азии.

Во всех перечисленных нами случаях вымирали грызуны, которые не служили да и сейчас не служат объектом охотничьего промысла. Прямое преследование, сократившее в историческое время численность многих промысловых видов, а некоторых вовсе уничтожившее, не могло быть причиной сокращения ареалов этих мелких грызунов. Косвенное влияние человека (распашка степи; выжигание степной растительности) едва ли имело большое значение. Желтая пеструшка, толстая песчанка, гигантский слепец на западе их ареалов были свойственны полупустыне, которая не распахивалась да и сейчас еще почти не используется. Травостой полупустыни настолько разрежен, что пожары и палы, для северной полосы степей очень важный экологический фактор, в полупустыне не играют заметной роли. Они быстро потухают, выйдя из злаковой степи к почти голым солонцам или пескам. По причине невысоких кормовых досто-

---

[1] Отступание к югу северной границы обыкновенного слепца, Spalax microphthalmus, доказывается находками И. Г. Пидоплички на Украине и одной моей находкой остатков слепца в Горьковской области, где его не застал ни один из натуралистов.

инств угодья, заселенные этими грызунами, используются стадами в ограниченной степени. Арало-Каспийские полупустыни и сейчас еще почти не имеют следов перевыпаса или пастбищного угнетения. Едва ли это могло иметь место во время Эверсмана и Карелина. Можно предположить, что вымирание слепушонки и малой пищухи в степях к западу от Волги, хотя бы отчасти, вызывалось расширением площади пахотных земель и усилением использования неудобных земель. Однако и слепушонка, и пищуха сохранились значительными колониями по земледельческим районам Заволжья и южной Башкирии в местах с интенсивным выпасом и большими запаханными площадями [1]. Пищуха иногда держится даже на окраинах селений, а норы слепушонки я часто видел по дорогам, широким улицам степных сел и т. п.

По моим наблюдениям в Монголии (1926), слепушонки (Ellobius talpinus larvatus, Allen) и даурские пищухи (Ochotona daurica, форма, сходная по экологии с Och. pusilla) отлично уживаются на местах излюбленных летних стойбищ монголов (в долинах рек и у колодцев), где растительность бывает сильнейшим образом выбита стадами. Все это убеждает нас в том, что не влияние человека, а естественные факторы, скорее всего климатические, а затем и эдафические, изменяясь на протяжении столетий, вызывают постепенное отступание к юго-востоку и востоку целого комплекса центрально-азиатских видов. Весьма характерно, что виды злаковой степи и лесостепи западного происхождения (заяц-русак, хомяк) не только не вымирают в историческое время, а интенсивно увеличиваются в числе, расселяются и на восток, и на север, представляя полную противоположность грызунам полупустыни и пустыни.

Естественно связать процесс вымирания этих видов на западе их ареалов, начавшийся в плейстоцене и, как видим, продолжающийся в наши дни, с ходом ландшафтных изменений, наблюдающихся сейчас на наших равнинах.

Вот что говорит И. Крашенинников (1923) об истории ландшафтов и растительности Казахстана, которая неизбежно должна была отразиться на интересующей нас фауне грызунов. «Насколько пустынный ландшафт в засушливые периоды продвигался на север на водоразделах и в плакорных условиях, пока еще не имеется данных. Во всяком случае следующий за последней вспышкой усиления пустынных климатических условий период уже приводит нас к современности, когда наблюдается обратный ход событий, именно—общее смещение физико-географических зон к югу. В этом сходится большинство авторов, писавших о степном вопросе. О том же свидетельствуют некоторые факты и для области Киргизских степей...».

Общеизвестны явления надвигания тундры и отступания к югу северной границы леса как в Европейской части Союза, так и в Сибири. Продвижение к югу еловых лесов, захвативших и захватывающих в Восточной Европе участки широколиственного леса, наконец, продвижение южных форпостов леса (дуба, сосны, березы) в зону степи и облесение тех мест, где почва полна кротовинами и костями типичных степных грызунов. Явлением этого же порядка, вероятно, вызываемым изменением климата в сторону меньшей сухости и континентальности (иначе в степи не продвигался бы лес), нужно считать отступание желтой пеструшки, толстой песчанки, слепушонки, вымирание малой сеноставки и гигантского слепца. Особенно важно отметить, что процесс естественного вымирания млекопитающих, который, доверяясь палеонтологам, мы привыкли счи-

[1] Слепушонки много также на Северном Кавказе, в равнинной части Крыма и в южной полосе Западной Сибири.

тать очень медленным, в действительности идет довольно быстро и в нашем случае легко устанавливается наблюдениями трех-четырех поколений натуралистов. Детальное изучение этого явления имеет исключительный интерес, так как обещает осветить многие неясные вопросы палеобиологии и истории формирования фаун.

Выводы

1. Обработав остеологические материалы, собранные в окрестностях станции Джурун Ташкентской железной дороги, автор установил, что в данной местности относительно недавно была многочисленна желтая пеструшка (Lagurus luteus Eversm.), позднее полностью вымершая в пределах СССР.

2. Вместе с костями желтой пеструшки встречены многочисленные остатки слепушонки и серого суслика—двух грызунов, которые сейчас в животном населении этой местности играют сравнительно скромную роль.

3. Обработанный костный материал, повидимому, представляет следы недавно существовавшей фауны, имевшей несколько более пустынный облик, чем современная.

4. В первой половине XIX века Lagurus luteus еще была многочисленна на Арало-Каспийской низменности и доходила на запад до нижнего течения реки Урала. Окончательное вымирание желтой пеструшки на территории Казахстана произошло в 30—40 лет. В настоящее время Lagurus luteus встречается только в пустынях Нагорной Азии вне границ СССР.

5. Быстрое отступание к востоку западной границы ареала Ochotona pusilla, Rhombomys opimus, Lagurus luteus, сокращение (в Европейской части СССР) области обитания Ellobius talpinus и Spalax giganteus нельзя объяснить прямым или косвенным влиянием человека. Эти изменения в основном вызывают природные факторы, причем сами изменения идут в том же направлении, как и длительный процесс отступания азиатской фауны, проникшей в Европу в послеледниковое время.

6. Изменение ареалов полупустынных и степных грызунов за последние столетия, отступание ряда видов из Европы на восток и юго-восток нужно рассматривать как один из последовательных этапов послеледниковой эволюции фауны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Allen Gl. M., Microtines collected by the Asiatic expeditions, American Museum Novitates, No. 133, 1924.—2. Бажанов В. С., Из фауны Бузулукского уезда Самарской губ., 1928.—3. Беляев А. М., Труды ЗИН Акад. наук СССР., т. II, в. 1, 1933.—4. Бируля А. А., Предварительное сообщение о грызунах (Rodentia) из четвертичных отложений Крыма Д. А. Н., 1930.—5. Богданов М., Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги, 1871.—6. Виноградов Б. С., Млекопитающие СССР. Грызуны.—7. Vinogradov B. S., Ежег. ЗМВАН, № 3—4, 1922.—8. Горбачев Н., Млекопитающие Орловской губ. по новым данным.—9. Данилов П. Н., Описание видов рукокрылых и насекомоядных, водящихся в юго-восточной части Орловской губ., 1868.—10. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Извест. Северокавк. краев. ст. защит. раст., № 5, 1930.—11. Карелин Г. С., Тр. Спб. Об-ва естествоисп., т. VI, 1875.—12. Кузнецов Б. А., Грызуны Семипалатинского округа, 1933.—13. Никольский А. М., Bull. Soc. Natur de Moscou, N 4, 1892.—14. Огнев С. И., Изв. ОЛЕАЭ, т. XCVIII, 1908.—15. Паллас П. С., Путешествие по разн. провинц. Российск Имп., изд. 1809.—16. Пидопличка И. Г., До вивчення вимерлих и реліктових гризунів Лісостепу та Полісся. Четвертинний період, в. 1—2, 1930.—17. Пидопличка И. Г., Природа, № 12, 1934.—18. Пидопличка И. Г., Нозі данні проти теорії про импедитність р. Дніпра. Четвертинний період, в. 11, 1936.—19. Северцов Н. А., Изв. Общ. ЛЕАЭ, т. VIII, в. 2, 1873.—20. Симашко Ю., Русская фауна, ч. II, 1851.—21. Чернай А., Фауна Харьковской губ. и прилежащих мест, в. 2, 1853.—22. Эверсманн Э., Естественная история Оренбургского края, 1840—1868, ч. II, Звери.

TO THE PROBLEM OF SOME STEPPE RODENT EXTINCTION IN LATE QUATERNARY AND HISTORIC TIME

by A. N. Formosov

In the first part of the present work there are given some results of the determination of mammal bones collected in a semi-desert locality near the station Dzhurun, in the Aktubinsk district of the Kazakh SSR (about 40° S. lat. and 58° E. long.) during the summer of 1933.

The second part contains a survey of historical data concerning the extinction of some steppe rodents and the reduction of their areas of distribution.

Bones, found in the steppe and collected on mounds of earth thrown-up by ground squirrels in digging their burrows, represent remains both of contemporary animals and of those which inhabited that locality many decades ago.

The subsoil of the semi-desert is distinguished by its low water-permeability, in consequence of which the bones of animals, that perished in their burrows, remain immobile till the moment when ground squirrels throw them out to the surface, while digging their passages. The determination of bones gave results which are shown in an abbreviated form in the following table:

Denomination of species	Number of induviduals (no less)	The present state of the species in the region of observation
Saiga tatarica	1	Exterminated a few decades ago
Citellus pygmaeus Pall.	397	Common, but relatively not numerous
Citellus rufescens Keys. A. Blas	12	Rare
Allactaga jaculus Pall	7	Common
Cricetus cricetus L	5	Not numerous
Mesocricetus eversmanni Br	13	Common
Arvicola terrestris L	1	Common, but of sporadic distribution
Ellobius talpinus Pall	80	Sporadically distributed, not numerous
Lagurus luteus Eversm	41	Completely absent (extinct)
Microtus arvalis Pall	5	Common
Microtus (Stenocranius) gregalis Pall	1	Obviously very rare
Lagurus lagurus Pall	399	Mass species, predominating in numbers
Mus musculus wagneri Ewersm.	1	Common

Citellus pygmeus and Ellobius talpinus play a rather modest rôle in the modern fauna near Dzhurun, but their bones proved to be numerous. There were found remains of no less than 41 individuals of Lagurus luteus, the latter species being totally absent in the fauna of the USSR at the present time. In the first half of the XIXth century L. luteus was still numerous in the Aralo-Caspian plain, reaching in the west the lower current of the river Ural. Eversmann, Schrenk and Lehman used to bring skins of that rodent from every expedition crossing semi-deserts and deserts east of the river Ural during the period of 1820—1855. Lagurus luteus was extinct in Kazakhstan in the second half of the XIXth century; nowadays it exists only in deserts of Central Asia, in the Chinese Turkestan, in Dzhungaria and Mongolia. The author gives some more examples of a rapid diminution of steppe rodent area of distribution.

Ochotona pusilla was still living in Ukraine about 500 years ago, for its bones were found among the ruined constructions of the XIII-XIV centuries, near the village Roiky of Berditchev region in Vinnitzky ditsrict (J. G. Pidoplitchka, 1934). Well preserved bones of Ochotona pusilla were also found in the upper layers of the soil both in Ukraine and Voronej district.

P. S. Pallas, during his journey of 1769—1770, found Ochotona pusilla on the right bank of the Volga and noted its numerousness as well as wide distribution on elevations between the Volga and the Ural. At present, it is met with of the Volga, being very rare everywhere except the forelands of the Ural Mountains. Bones of Rhombomy opimus, a desert rodent, were detected in the sand, near the village Zamiany, on the right bank of the Volga, in its lower current. In the middle of the XIXth century Rh. opimus was still encountered «although seldom» along the lower current of the Ural (Eversmann). The most western point of Rh. optimus area is known now, as the left bank of the river Emba, 100 kms from its mouth. Consequently, in the course of 70—80 years, the western limit of Rh. opimus area receded for 200 kms eastward. During a few decades the limits of Spalax giganteus, Ellobius talpinus and some other rodent areas became markedly changed. All the above mentioned species are peculiar chiefly to semideserts and deserts. Their receding east and south-east into continental regions together with an abrupt reduction of their areas of distribution acquire a special interest in connection with the fact, that another series of steppe and forest-steppe rodents has been notably spreading south and east over our country in the course of last decades (Lepus europeus, Cricetus cricetus).

Lagurus luteus, Ochotona pusilla, Rhombomys opimus, Ellobius talpinus and Spalax giganteus—all of them represent species which are not persecuted by man, they being of no importance for hunters and farmers. Many of those rodents dwellt in such places, where landscapes were but very slightly affective by man. The author believes that the extinction of those steppe and desert rodents is caused by natural factors. He connects this phenomenon with the prolonged post-glacial receding of Asiatic fauna from Europe. Numerous facts of phytogeography prove the shifting of plant zones southward and, in particular, the advance of the forest upon the steppe. The extinction of semi-desert and steppe rodents in the south-west of the USSR during the last centuries and decades is one of the successive stages of the post-glacial evolution of the fauna.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

МОРСКИЕ ЛЬДЫ И МИГРАЦИИ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А. А. Кирпичников

Из лаборатории зоологии позвоночных Института зоологии МГУ

ВВЕДЕНИЕ

Большинство морей Советского Союза на зиму покрываются льдом. В Северном Ледовитом океане и его окраинных морях — Баренцовом (частично), Белом, Карском, море Лаптевых, Восточносибирском и Чукотском — льды встречаются как летом, так особенно и зимой, когда лед занимает почти всю их поверхность. В морях, лежащих южнее (северная часть Каспийского, некоторые участки Аральского, Охотское и Берингово моря), ледовой период более краток, хотя и здесь льды подчас достигают значительного развития.

Являясь таким мощным гидрологическим фактором, ледовый покров оказывает большое влияние на органическую жизнь в море, подавляя ее или, наоборот, способствуя развитию морских организмов. В известной «Океанографии Северного Полярного бассейна» Ф. Нансена (1902) вопросу о зависимости динамики биогенных элементов и первичных биологических процессов (фотосинтез) от ледового покрова посвящена специальная глава. Последние работы по этому вопросу принадлежат В. Г. Богорову (неопубликованы) и П. П. Ширшову (1936, 1937).

Значение льдов в жизни ластоногих наших морей было обстоятельно освещено исследованиями проф. Н. А. Смирнова (1927).

Однако биологическая роль льда не ограничивается лишь воздействием его на жизнь водных организмов, а распространяется и на некоторых наземных животных. С момента образования на море достаточно прочного ледового покрова отдельные острова в известной мере теряют свою изолированность и становятся доступными для сухопутной фауны. Льды в это время являются своего рода мостом, который соединяет эти удаленные участки суши как между собой, так и с материком.

Покажем это на примере некоторых млекопитающих.

НАБЛЮДЕНИЯ

Песец (Alopex lagopus L.). Различные полярные исследователи неоднократно отмечали далекие странствования этого зверька по льдам арктических морей. Ф. Нансен и Я. Иогансен встретили песца на льдах полярного бассейна под 85° северной широты (Ф. Нансен, 1897). Во время похода к северному полюсу Р. Пири отметил свежий след песца под 87° северной широты, на расстоянии почти 4° от ближайшей суши (Р. Пири, 1935). Сотрудники экспедиции на «Мод» добыли нескольких песцов на дрейфующих льдах Восточносибирского моря на 75° северной широты (Г. У. Свердруп, 1930).

Широко распространены миграции песцов с материка на острова и обратно. По сведениям Г. П. Наумова (1936), в годы с малым числом леммингов песец откочевывает из тундр Ямала и Большеземельской на острова Вайгач и Новую Землю, переходя проливы

Югорский шар и Карские ворота по льду. Имеют место также и обратные миграции.

Популяция песцов на острове Колгуеве обычно пополняется за счет мигрантов. А. Г. Подэкрат (1936) указывает, что в поисках пищи песец далеко уходит на край припая[1] и отсюда вместе с оторвавшимися льдинами попадает на Колгуев. Этот же автор пишет о двух случаях перехода песцов с Новой Земли, бывших до 1920 г. Песец шел в довольно большом количестве, пересек Колгуев и на льдинах припая был унесен к материку.

Для Северного края Г. П. Наумов (1936) отмечает, что иногда значительная часть материкового песца уходит зимой по дрейфующим льдам далеко от берега, к местам скопления морского зверя. В голодные годы песец следует за белым медведем, питаясь остатками его добычи (Г. П. Наумов, 1936; А. А. Кирпичников, 1937 и другие авторы). Ф. П. Врангель (1841) видел на расстоянии более 100 км от берега следы песцов, шедших за белым медведем.

Даже такой удаленный от материка участок суши, как остров Уединение (Карское море), посещается песцами. Несколько штук их отмечено здесь сотрудниками полярной станции во время зимовки 1934—1936 гг. (сообщение В. М. Бизина через С. П. Наумова).

Большинство мелких островов юго-восточной части Карского моря (Диксон, Медвежий, Вернс и др.) посещаются песцами лишь зимой во время существования достаточно прочного ледового покрова. На более крупных островах (Шокальского, Вилькицкого, Сибирякова, Каменных) часть песцов остается на лето, но к зиме число их заметно увеличивается за счет временных пришельцев с материка (А. А. Кирпичников, 1937). То же относится к островам западного и восточного побережий Таймырского полуострова (В. Н. Кошкин, 1937, и наблюдения сотрудников полярных станций).

Относительно Новосибирских островов Н. В. Пинегин (1932) пишет, что миграции песца на острова и обратно на материк отмечались неоднократно. А. И. Минеев (1935) на основании личных пятилетних наблюдений считает вполне возможной миграцию песцов с материка на остров Врангеля по льдам пролива Лонга. Таким же путем, несомненно, проникли песцы на остров Геральд, где они отмечены участниками экспедиции на «Красине» в 1935 г. (В. В. Пиотрович, 1936).

А. Ф. Миддендорф (1869), со слов служащих Российско-Американской торговой компании Хвостова и Давыдова, пишет, что при открытии Прибыловых островов на них сначала встречались лишь голубые песцы, белые же занесены на льдах несколько лет спустя. При опытах акклиматизации голубых песцов на Шантарских островах и на острове Ольском неоднократно отмечались случаи ухода их по льдам на материк (Л. В. Бойцов, 1937).

В большом масштабе это явление наблюдалось на Соловецких островах. Л. В. Бойцов (1937), основываясь на данных Туомайнена, пишет: «Привезенные с Командорских островов голубые песцы, выпущенные на о. Анзер, скоро расселились не только по данному острову, но перешли, пользуясь дрейфующим льдом, на соседние острова Соловецкой группы, а также на Беломорское побережье... В первый и второй годы существования... песцового хозяйства на Соловецких островах убыль песцов, вследствие ухода и уноса их на льдах, составляла около 25% размера общей убыли от различных причин» (стр. 21—22). Ушедшие с островов песцы были обнаружены в устье р. Северной Двины, по берегам р. Варзуги и севернее г. Кеми. Л. В. Бойцов приводит мнение Туомайнена о том, что подоб-

[1] Припай — неподвижный прибрежный лед.

ные миграции песцов вызываются недостатком корма и «стремлением к самоизоляции в период размножения» (стр. 22); это явление наблюдается у отдельных песцов или целых групп их в неодинаковой степени.

Лисица (Vulpes vulpes L.) иногда заходит в тундру и дальше — на морские острова. Она отмечена для острова Кильдина (Баренцово море, личные наблюдения), куда могла проникнуть с материка на пловучих льдах, скапливающихся иногда в узкостях пролива. Ф. П. Врангель (1841) видел лисицу в 100 км от берега на льдах Северного Ледовитого океана. Зимой 1931 г. на острове Врангеля добыта красная лисица, которая ни разу здесь прежде не наблюдалась (А. И. Минеев, 1935). Шкура ее имеется в коллекциях Всесоюзного арктического института. Очевидно, что лисица пришла с материка по дрейфующим льдам пролива Лонга (или была занесена на них), который в наиболее узкой части имеет ширину 74 морских мили (Н. И. Евгенов, 1937).

Волк (Canis lupus L.). По наблюдениям Н. В. Пинегина (1932) и других авторов, волк нередко заходит на Новосибирские острова вслед за стадами диких оленей, а осенью откочевывает вместе с ними на материк.

Россомаха (Gulo gulo L.) иногда предпринимает дальние странствования из тайги к берегам Северного Ледовитого океана. Промышленники-якуты сообщали М. И. Брусневу о заходе россомахи на остров Новая Сибирь (А. И. Иванов, 1934).

Горностай (Mustela erminea L.) в зимнее время заходит по льду на остров Диксон и другие мелкие острова Енисейского залива (А. А. Кирпичников, 1937). А. Н. Формозов (1929) пишет, что на пловучих льдах он иногда попадает с Мурманского побережья на остров Кильдин. А. Бируля (1907) видел след горностая на острове Котельном.

Ласка (Mustela nivalis L.) добыта на острове Большом Ляховском А. Н. Смесовым (А. И. Иванов, 1934).

Бурый медведь (Ursus arctos L.) в некоторых случаях также выходит на лед. Он был добыт в середине июня 1929 г. на дрейфующих льдах в юго-западной части Охотского моря на расстоянии 15—18 миль от берега. Отмечены случаи переходов бурого медведя по льду на остров Рейнеке (юго-западный участок Охотского моря), лежащего на расстоянии 3,5 миль от берега материка (оба случая сообщены С. П. Наумовым).

Белый медведь (Thalassarctos maritimus Phipps). Общеизвестным является тесная связь белого медведя с полярными льдами и те большие странствования, которые он по ним предпринимает. А. А. Бируля (1932), изучивший этого зверя в различных районах Арктики, пишет, что медведи кочуют вслед за южной кромкой льдов, у которой держатся тюлени. Н. Н. Урванцев (1935) и Н. П. Демме (А. Ф. Лактионов, 1936) приходят к выводу, что количество белого медведя в районе Северной Земли находится в тесной связи с состоянием ледового покрова: в малоледовитые годы медведь встречается чаще, чем в сильноледовитые, когда с уменьшением площади открытой воды заметно снижается численность нерпы.

По старым наблюдениям, приводимым А. И. Ивановым (1934), в конце октября или начале ноября белый медведь переходит по льду с Медвежьих островов (близ устья реки Колымы) на материк, а в апреле возвращается обратно.

Как указывает А. А. Бируля (1932), благодаря пловучему льду белые медведи могут попадать в районы, весьма отдаленные от постоянной области своего обитания. Так, В. И. Альбанов (1917) пишет о встрече медведицы с медвежатами на одинокой льдине под 78°23′

северной широты во время перехода судна экспедиции Г. Я. Седова от Земли Франца Иосифа к Мурманскому побережью. К. К. Чапский (1934), на опыте плаваний советских зверобойных судов, также сообщает, что известны случаи встречи с белым медведем на значительном удалении от берега.

А. Е. Норденшельд (1936) приводит сообщение норвежской газеты о том, что в марте 1853 г. белый медведь был убит в Челлефиорде (Восточная Лапландия), куда он, повидимому, добрался на льдине и вплавь. Еще более поразительный случай, взятый из книги Зибольда (Sibold, Fauna Japonica, Mammalia, p. 30), сообщает А. Ф. Миддендорф (1869) «... в виде неслыханного исключения в 1690 г. несколько белых медведей показались по 37° северной широты в Японии, куда, без сомнения, они могли быть занесены каким нибудь пловучим ледяным островом» (стр. 112). Имеется сообщение о добыче белого медведя во льдах Охотского моря в 1923 г. (С. В. Керцелли, 1929).

В одной из своих радиограмм зимовщики первой дрейфующей полярной станции «Северный полюс» сообщают, что 4 августа 1937 г. они наблюдали медведицу с медвежатами на льдах под 88° северной широты («Правда» от 6 августа 1937 г.).

Лемминги (Lemmus lemmus L., L. obensis Br., Dierostonyx torquatus Pall.) являются классическим примером животных, предпринимающих массовые и часто далекие миграции. Известно также, что при своих передвижениях они выходят и на морской лед. Н. В. Пинегин (1932) приводит по этому поводу следующие свои наблюдения: «Мне неоднократно, — пишет он, — приходилось отмечать следы леммингов, идущие от берега (острова Б. Ляховского) как бы на пересечение пролива Д. Лаптева к материку... Мной отмечены два случая встречи следов леммингов, оба раза в весьма значительном расстоянии (не менее 15 км) от берега» (стр. 223).

А. Н. Формозов (1929) указывает, что лемминги перебираются с материка на остров Кильдин или обратно в то время, когда дрейфующие льды забивают узкость пролива между островом и материковым побережьем.

Заяц-беляк (Lepus timidus L.) в некоторых случаях совершает переходы по морскому льду. Так, в зимнее время он отмечен для острова Диксона и Медвежьего, лежащих в зоне берегового припая (А. А. Кирпичников, 1936).

Северный олень (Rangifer tarandus L.). Данные о миграциях северного оленя на морские острова довольно многочисленны. Каждый год в апреле олени небольшими группами в 10—15 голов переходят с материка на острова Ляховские, Котельный, Фаддеевский и Новую Сибирь. По данным А. А. Бялыницкого — Бирули, отдельные особи их заходят на остров Беннет. Осенью, как только море покроется льдом, начинается обратное движение оленей. Около половины ноября все стада переправляются на материк (Н. В. Пинегин, 1932).

На Северной Земле, как сообщает Н. Н. Урванцев (1935), северные олени держатся лишь в южных районах, на территории острова Большевик. Однако в 1932 г. оленьи рога были найдены и на центральном острове архипелага (Октябрьской революции). Н. Н. Урванцев полагает, что олени занесены на Северную Землю с Таймырского полуострова на оторвавшемся весной береговом припае. Вполне вероятен переход оленей по льду пролива Вилькицкого, отделяющего острова Северной Земли от мыса Челюскина. Так, в 1933 г. следы оленя обнаружены на льду этого пролива на расстоянии 3 км от берега (А. Ф. Лактионов, 1936).

Интересные, но, к сожалению, пока мало доказательные сведения о миграциях северного оленя приводятся для Шпицбергена. А. Е.

Норденшельд (1936, т. 1) указывает на сообщения местных промышленников о том, что северные олени заносятся со льдами от побережий европейских тундр и Новой Земли на Шпицберген; в подтверждение этого они ссылаются на случаи добычи оленей с ненецкими метками. В начале XVIII столетия о таких же случаях писал Витсен (Witsen, Noort ooster gedeelte van Asia en Europa, 1705, II, 904, цит. по А. Е. Норденшельду). Сам А. Е. Норденшельд не верит в возможность таких миграций.

Однако недавно И. М. Иванов (1935) приводит сообщение доцента А. Гуля, известного норвежского знатока Шпицбергена, о том, что в 1926 или 1927 г. на этом острове добыт олень, к рогам которого были прикреплены птичьи перья, как это часто делают ненцы в морской полосе европейских тундр.

По сообщению В. М. Бизина (через С. П. Наумова), рога северного оленя были обнаружены на острове Уединения, расположенном почти в центральной части Карского моря.

Сайга (Saiga tartarica L.) перешла по льду на некоторые острова Аральского моря. В. К. Тимофеев (1934) со слов старожилов-казахов сообщает, что сайгаки попали на остров Барса-Кельмес в одну из суровых зим, когда между островом и материком образовался сплошной ледяной покров. В настоящее время сайгаки держатся на этом острове постоянно.

Количество данных о миграциях сухопутных млекопитающих по морским льдам этим, конечно, не исчерпывается и может быть значительно увеличено. Однако и приведенный материал позволяет сделать некоторые выводы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные факты дают возможность заключить о большой роли в жизни некоторых наземных млекопитающих, главным образом арктических видов, ледового покрова морей. Продвигаясь по льду, они достигают сравнительно отдаленных от материка островов, задерживаясь на них в течение определенного годового сезона или оседая в качестве постоянных поселенцев.

В период существования достаточно прочного ледового покрова видовой состав фауны млекопитающих многих арктических островов заметно обогащается новыми видами. Некоторые благоприятные экологические условия островов (отсутствие кровососущих насекомых, кормовые запасы, лучшая обстановка для вывода молодняка и др.) могут быть использованы указанными видами лишь при наличии ледового покрова.

В большинстве случаев млекопитающие используют для миграций неподвижный прибрежный лед (припай), который иногда тянется в море на сотни километров, или лед проливов.

Но не редки также факты активных передвижений по пловучим льдам или пассивного дрейфа на отдельных льдинах.

Естественно будет предположить, что именно путем миграций по льдам произошло заселение ряда островов в арктических морях (или вообще морях, имеющих достаточно развитый ледовой покров) современными наземными млекопитающими, а также проникновение некоторых островных видов на материк.

Дальность миграций отдельных видов должна определяться особенностью их организации и биологии, а также удаленностью островов от материка.

В заключение автор выражает глубокую благодарность проф. А. Н. Формозову, сделавшему целый ряд существенных замечаний, и С. П. Наумову, любезно сообщившему некоторые неопубликованные наблюдения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альбанов В. И., На юг к Земле Франца Иосифа, 1917.—2. Бируля А. А., Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд., т. XVIII, № 2, 1907.—3. Бируля А. А., Тр. Зоол. инст. Акад. наук СССР, т. 1, 1932.—4. Бойцов Л. В., Тр. Арктич. инст., т. LXV, 1937.—5. Врангель Ф. П., Путешествие по северным берегам Сибири и по Ледовитому морю, ч. II, СПБ, 1841.—6. Евгенов Н. И., Материалы по лоции острова Врангеля и острова Геральд, Изд. Главсевморпути, Л., 1937.—7. Иванов А. И. в книге А. Я. Тугаринов, Н. А. Смирнов и А. И. Иванов, Птицы и млекопитающие Якутии, Изд. Акад. наук СССР, 1934.—8. Иванов И. М., Шпицберген, изд. 2-е, Севкрайгиз, Арх., 1935.—9. Керцелли С. В., Охотник, № 12, 1929.—10. Кирпичников А. А. Боец-охотник, № 11, 1936.—11. Кирпичников А. А., Боец-охотник, № 2, 1937.—12. Кирпичников А. А., Бюлл. Моск. о-ва исп. пр., отд. биол., в. 1, 1937.—13. Кошкин В. Н., Проблемы Арктики, № 2, 1937.—14. Лактионов А. Ф., Северная Земля, Севкрайгиз, Арх., 1936.—15. Миддендорф А. Ф., Путешествие на север и восток Сибири, ч. II, отд. V, СПБ, 1869.—16. Минеев А. И., Советская Арктика, № 3, 1935.—17. Наумов Г. П., Хозяйство Севера, № 5, 1936.—18. Нансен Фр., Во мраке ночи и во льдах, СПБ, 1897.—19. Nansen Fr., The Oceanography of the North Polar Basin. The Norwegian North Polar Expedition 1893—1896. Sc. Res., vol. III, 1902.—20. Норденшельд А. Е., Плавание на «Веге», т. 1, изд. Главсевморпути, 1936.—21. Пинегин Н. В., Материалы для экономического обследования Новосибирских островов. Сб. Полярная геофизическая станция на о. Б. Ляховском, ч. 1, изд. Акад. наук СССР и Всес. Аркт. инст., 1932.—22. Пиотрович В. В., Остров Геральд. Сб. Научные работы экспедиции на ледоколе «Красин» в 1935 г., изд. Главсевморпути, 1936.—23. Пири Р. Э., Северный полюс, изд. Главсевморпути, 1935.—24. Подэкрат А. Г., Промыслы острова Колгуева. В книге: Н. М. Ковязин, В. М. Крылов, А. Г. Подэкрат, Очерки по промысловому хозяйству и оленеводству Крайнего Севера, Изд. Инст. нар. сев. при ЦИК СССР, Лнгр., 1936.—25. Свердруп Г. У., Плавание на судне «Мод» в водах морей Лаптевых и Восточно-сибирского, изд. Акад. наук СССР, Л., 1930.—26. Смирнов Н. А., Биологические отношения некоторых ластоногих ко льдам, Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, Л., 1927.—27. Тимофеев В. К., Зоологический журнал, т. XIII, в. 4, 1934.—28. Урванцев Н. Н., Два года на Северной Земле, Лнгр., 1935.—29. Формозов А. Н., Тр. Отд. биол. и пром. охоты Центр. лесн. оп. ст., т. II, 1929.—30. Чапский К. К., Тактика и техника советского зверобойного промысла в Арктике, Материалы по изучению Арктики, № 5, Лнгр., 1934.—31. Ширшов П. П., Планктон как индикатор ледового режима моря, Сб. Научные работы эксп. на ледоколе «Красин» в 1935 г., изд. Главсевморпути, 1936.—32. Ширшов П. П., Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом, Тр. Вс. Аркт. ин-та, т. 82, 1937.

SEA-ICE AND MIGRATIONS OF SOME MAMMALS

by A. A. Kirpitchinkov

Laboratory of the Vertebrate Zoology, Institute of Zoology, Moscow State University

Summary

In the present paper the author gives some indications about the migrations over the sea-ice of the following species of terrestrial mammals: Alopex lagopus L., Vulpes L., Caniş lupus L., Gulo gulo L., Mustela erminea L., Mustela nivalis L., Ursus arctos L., Thalassarctos maritimus Phipps, Lemmus lemmus L., Lemmus obensis Br., Dicrostonyx torquatus Pall., Lepus timidus L., Rangifer tarandus L., Saiga tatarica L.

Most part of information relates to the Arctic Ocean as well as to its bordering seas and partly to some other seas having an ice-cover.

Facts, considered in this work, allow to conclude that the sea ice-cover plays an important rôle in the life of a number of land mammals, chiefly in that of arctic species. Advancing over the ice, those animals reach islands, comparatively remote from the mainland, where they either remain for a definite year season or settle as permanent dwellers.

During the period of existence of a rather solid ice-cover the species composition of the mammal fauna of many arctic islands becomes noticeably enriched with new species. Certain favourabie ecological conditions of the islands (absence of blood-sucking insects, food supply, better environment for rearing the young, and others) may be utilised by the species indicated only in the presence of the ice-cover. In most cases mammals use for their migrations the immobile littoral ice, which sometimes stretches out over the sea for hundreds of kilometres, or the ice of straits. Again the facts of active travels over the ice-floe or of a passive drift on separate slabs of ice are not unfrequent.

It is natural to suppose that it was by means of migrations over the ice that the colonisation of a number of islands in the arctic seas (or in those with a sufficiently developed ice-cover) by modern terrestrial mammals took place, as well as the penetration of some insular species into the mainland. The distance covered by different species in their migrations depends upon the structural and biological differences as well upon the remoteness of islands from the mainland.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ АЗИАТСКОЙ УХОВЕРТКИ ANECHURA ASIATICA SEM. В КАРА-ТАУ

Ф. Н. Правдин

Из работ Каратавской экспедиции Всесоюзного научно-исследовательского института каучука

Anechura asiatica Sem. по своим биологическим особенностям занимает чрезвычайно интересное место в отряде Dermatoptera. Как известно, весь этот отряд представляет собой влаголюбивую группу насекомых, и только незначительное число видов уховерток встречается в засушливых районах полупустынь и пустынь, но и эти виды, следуя мезофильной природе своего отряда, выбирают влажные станции. Так, Labidura riparia, обитая песчаные почвы, живет по берегам рек; Forficula tomis, встречаясь в низменных частях Средней Азии, переносит там чрезвычайно сухой климат, вероятно, потому, что приурочена к побережьям озер и берегам рек (Бей-Биенко, 1936).

К числу таких видов Dermatoptera, которые так или иначе приспособились к жизни в засушливых районах, относится и интересующая нас Anechura asiatica.

Бей-Биенко (1936) считает, что Anechura asiatica—«один из наиболее сухолюбивых видов, приспособившийся к жизни и в пустынных степях, где он, однако, приурочен преимущественно к берегам рек или озер». Семенов-Тян-Шанский (1935) еще более определенно высказывается по этому поводу, говоря, что «Anechura asiatica превратился уже в сухоустойчивый полупустынный вид».

Anechura asiatica широко распространена в Западной и Центральной Азии. Она встречается в степях между южным течением Волги и Урала, в Закаспии, по всему Туркестану, в Семиречье, Китайской Джунгарии и в Северо-Западной Монголии [1]. В северных частях своего ареала этот вид встречается в пустынных степях, а на юге—преимущественно в горах.

Нам приходилось находить Anechura asiatica на протяжении пяти лет работы в горном хребте Сыр-дарьинского Кара-тау. За этот период мы проделали ряд маршрутов, что позволило охватить исследованиями почти весь хребет от реки Курдюк на северо-западе и до бийлюкульской мелкосопочной страны на юго-востоке.

Кара-тау представляет собой крайнюю северную ветвь складчатой горной страны Тян-Шаня, отделяющуюся от нее на юго-востоке и узким длинным мысом протянувшуюся на северо-запад на протяжении 400 км в сухие равнины пустынь Южного Казахстана.

В Кара-тау ярко выражены два вертикальных пояса. Следуя Аболину (1929), мы их будем обозначать как пустынно-степной (ниже 800—1 000 м) и сухо-степной (выше 800—1 000 м).

Наши маршрутные обследования показали, что Anechura asiatica встречается как в том, так и в другом вертикальном поясе. Таким образом, исследуемый нами район являлся чрезвычайно интересным

[1] Подробно об ареале A. asiatica см. в «Фауне СССР» (Бей-Биенко, 1936), а также в работах Семенова-Тян-Шанского.

в том отношении, что давал возможность познакомиться с поведением уховерток на стыке Тян-Шанской горной системы с пустынными равнинами Южного Казахстана в резко ксерофитных условиях.

Anechura asiatica встречается в Кара-тау по отдельным участкам очень часто в массовом количестве и является одним из опасных вредителей Scorzonera tau-saghyz и родственных ей каучуконосных скорцонер (Правдин, 1934).

Мы начнем с описания наблюдений в пустынно-степном поясе Кара-тау. В качестве примера территории, лежащей в этом поясе, мы возьмем часть обширной мелкосопочной страны, так называемого бийлюкульского района (Аболин, 1929), простирающейся между сбросовой линией плоскогорий Кара-тау и долиной реки Талас.

Согласно исследованиям Микешина (1931), зональный тип растительности в районе представлен полынно-солянковой формацией, хорошо выраженной на выравненных плакорных участках, с мелкоземистым субстратом. Характеризуется он преобладанием Artemisia ferganensis (иногда с примесью Artemisia turanica) с бо́льшим или меньшим участием группы однолетних злаков, Salsola и Anabasis; травянистый покров большей частью сомкнутый. Интразональные включения представлены солончаками, солончаковыми лугами, сазами, зарослями чия и, наконец, формацией ксерофитов низкогорья. К числу включений азональных нужно отнести заросли тростника и растительность долин и пойм рек. Все перечисленные растительные группировки являются хорошими индикаторами основных местообитаний в районе.

Приступая теперь к описанию распределения Anechura asiatica в пустынно-степном поясе, нужно сделать следующее замечание. Следуя Шелфорду, мы принимаем, что локальное распределение изучаемого вида насекомых определяется инстинктом яйцекладки. Так как насекомые не могут постоянно оставаться в удалении от мест размножения, то последние становятся надежным показателем их местообитания (Шелфорд, 1907).

В 1934 г. с 20.V по 30.V мы проделали ряд пешеходных маршрутов, обследуя участок интересующей нас территории, заключенной между низовьями рек Тамды и Кок-тал. В 1935 г. с 12.V по 19.V обследовалось низовье реки Уч-баш от Баба-ата до впадения ее в озеро Кзыл-Куль. Наконец, в 1936 г. с 10.V по 30.V мы провели ряд экскурсий, пересекая район от низовьев реки Тамды до низовьев реки Шабакты.

Результаты исследования сводятся к следующему. Единственным местообитанием в районе, где протекает откладка яиц и отрождение молоди у A. asiatica, являются влажные долины и поймы рек. Откладка яиц происходит всегда на мелкоземистом влажном субстрате. Отрождаются личинки во второй половине апреля. В целом ряде случаев личинки A. asiatica встречаются здесь в массовых скоплениях (например, в низовье реки Уч-баш). Для основных местообитаний района, представленным растительными группировками зонального типа и интразональными включениями, отрождение Anechura asiatica не характерно. Только взрослые уховертки, перелетая, занимают такие местообитания, как формация ксерофитов низкогорья, где цветущая в это время растительность (в том числе и scorzonera longipes) представляет собой прекрасную пищу. Среди растений, которые наиболее часто являются предметом нападения со стороны A. asiatica, зарегистрированы следующие виды: Roemeria sp., Scorzonera tuberosa, S. longipes, Scorzonera sp.

По наблюдениям Микешина, в 1936 г. в низовье реки Уч-баш Anechura asiatica в большом количестве повреждала ковыли Stipa Lypskyi и Stipa macroglossa.

Как личинки, так и имагинальная стадия уховертки жизнедеятельны бывают исключительно днем.

Исследования в сухостепном поясе в основном проводились в центральной части хребта Кара-тау в районе Джелаган-ата—поселок Атабаево (см. схему).

Только нижняя часть этого района (очень незначительная) около поселка Атабаево лежит еще в пустынном поясе, тогда как в основном он располагается в поясе сухостепном, хорошо характеризующемся своими растительными группировками. Зональным типом растительности здесь является полынно-ковыльная формация. Однако, благодаря особенностям рельефа, этот зональный тип далеко не всюду хорошо пространственно выражен.

Опять-таки, как и в пустынно-степном поясе, необходимо отметить азональные включения растительных группировок в поймах рек, берущих свое начало с Каратавского плато.

Места откладки уховертками яиц чрезвычайно локализованы и сосредоточиваются исключительно в хорошо разработанных речных долинах или в искусственно орошаемой полосе предгорий Кара-тау (см. схему). Именно здесь мы обычно находили массовые скопления личинок A. asiatica. Выше 800—1000 м на склонах с ясно представленной формацией нагорных ксерофитов (Коровин, 1934), если когда и попадались личинки A. asiatica, то только в виде отдельных случайных экземпляров. Между тем летом именно эти каменисто-щебнистые включения с растительностью Каратавских нагорных ксерофитов являются местами массового скопления Anechura asiatica, тогда как в местах откладки яиц уховертки в это время встречаются только единичными экземплярами.

Эта особенность в поведении Anechura asiatica объясняется тем, что этот вид принадлежит к числу видов насекомых, которым свойственна миграционная способность. Развитие личинок в упомянутых речных долинах на высотах ниже 800 м начинается обычно во второй половине апреля; в верхней полосе в это время по саям лежит еще снег. В нашей полевой работе мы условно разбивали попадающихся личинок A. asiatica на две группы: к первой группе относятся более молодые личинки, без крыловых зачатков на третьем грудном сегменте, вторая же группа охватывает более взрослых личинок с крыловыми зачатками, на которых ясно выражен желтый рисунок. Личинки этой второй группы начинают появляться уже в конце апреля. В первой половине мая встречаются обычно только они одни; количество личинок первой группы в это время очень незначительно.

Развивающиеся личинки ведут дневной образ жизни. Наибольшую активность они проявляют в ясные солнечные дни; питаются за счет цветущей в это время в долине растительности. Во второй половине мая происходит полное окрыление уховерток. С этого момента начинаются активные миграции A. asiatica в горы, выражающиеся в виде массового лета, который тянется около двух недель. В этот период Anechura asiatica отличается повышенной жизнедеятельностью и прожорливостью.

Утром до восхода солнца уховертки в оцепеневшем состоянии находятся под кустами или на цветах различных растений. С восходом солнца они начинают двигаться. Усиленно питаются, преимущественно цветами и бутонами. Около часа дня, т. е. к моменту наибольшего прогрева воздуха, начинается массовый лет. Многие уховертки, летая около ручьев или рек и опускаясь низко к воде, часто падают в нее и гибнут, уносимые быстрым течением.

При посадке уховертки поднимают заднюю часть брюшка кверху и, загибая при этом клещи вперед, поправляют последними крылья, помогая, таким образом, им складываться.

Летают уховертки медленно, поднимаясь при этом на очень значительную высоту, иногда выше чем на 100 м. Летящая «кулига» уховерток издали бывает похожа на серое облако. Основное направление летящей уховертки вверх по речным долинам и ущельям (саям) к водоразделу. Время от времени, когда солнце закрывается проходящими облаками, лёт уховерток прекращается и они оседают на растительности, покрывая отдельные участки сплошным черным ковром. С появлением солнца лёт снова возобновляется; к вечеру же он прекращается. Уховертки оседают на землю и ищут укрытия или под кустами растений, или под камнями. Ночью A. asiatica не деятельна.



Рис. 1. Сезонное распределение в центральной части Кара-тау. ○ ○ ○ — места, где происходит развитие личинок; + + — местонахождение уховертки по окончании весенних миграций; → направление весенних миграций

Массовый лёт уховерток продолжается примерно около двух недель. За это время происходит переселение уховерток с мест откладки яиц в верхнюю полосу сухостепного пояса. A. asiatica теперь в массе накапливается на каменисто-щебнистых склонах типичных Каратавских ущелий. В первое время здесь они бывают чрезвычайно активны и наносят колоссальный вред растительности, в массе уничтожая цветы и соцветия целого ряда растений.

В этот период A. asiatica является одним из самых опасных вредителей Scorzonera tau-saghyz.

К концу июня в горах тоже наступает засуха. Растения, цветущие в период лёта уховертки, заканчивают свой короткий вегетационный период. Заканчивается плодоношение у таусагыза — одного из основных компонентов формации нагорных ксерофитов; листва его сохнет и желтеет; жизнь сохраняется только в каудексах и в корнях. Целый ряд насекомых, развивающихся в семенах тау-сагыза, как, например, Perrisia tau-saghyzi Dombr., Ceuthorrhynchus tau-saghyzi Luck. и др., также впадают в состояние покоя. Anechura asiatica в этот засушливый период делаются малоподвижными. Несмотря на то, что абсолютное количество их не уменьшается, они не бросаются в глаза при поверхностном осмотре участка. A. asiatica в это время скопляются кучками под камнями или под подушковидными кустами тау-сагыза, где продолжает сохраняться влага. В таком состоянии уховертки остаются в горах на весь период летней засухи.

Сказать точно, когда Anechura asiatica вновь спускаются из верхней полосы сухостепного пояса в нижнюю, мы не можем, так как

позже августа нам бывать в Кара-тау не приходилось. Можно предположить, что это происходит осенью с наступлением похолодания в горах. Во всяком случае в апреле, когда в верхней полосе лежит снег, уховертки там уже не бывает, она в это время находится внизу на своем исходном местообитании в речных долинах, где из отложенных ею яиц в это время уже начинают вылупляться личинки.

Переходя теперь к выяснению природы миграций у Anechura asiatica, мы должны остановить наше внимание на следующих моментах.

Прежде всего рассмотрим метеорологические условия, предшествующие началу массового лёта уховерток, как в предгорьях (по данным Атабаевской станции), так и в горах (по данным опытного пункта в Кара-сае). Согласно нашим наблюдениям, начало лёта A. asiatica по годам в районе Джелаган-ата падал: в 1932 г.—на третью декаду мая, в 1933 г.—то же, в 1935 г.—на первую декаду мая, в 1936 г.—на вторую декаду мая.

Перед началом лёта уховерток в Атабаеве устанавливается средняя температура выше 20°; в то же время в Кара-сае она колеблется по годам от 14,2 до 16,9° (см. табл.).

Средняя декадная температура (t°) и средняя декадная относительная влажность (H%) в Атабаеве и Кара-сае, предшествующие началу массового перелета A. asiatica в горы

Метеорологическая станция	1932 г.		1933 г.		1935 г.		1936 г.	
	t°	H%	t°	H%	t°	H%	t°	H%
Атабаево (высота 270 м) . . .	20,9	70	21,8	30	20,7	41	22,7	37
Кара-сай (высота 1105м) . . .	14,2	59	16,9	34	16,7	39	—	—

Переход средней декадной температуры через порог 20° сопровождается засыханием весенней растительности, являющейся основным кормом A. asiatica в этот период.

Все наши наблюдения, подкрепленные приведенными метеорологическими данными, говорят за то, что причинами, вызывающими ежегодные миграции A. asiatica в Кара-тау, являются сезонные изменения физических условий и в первую очередь температуры и влажности.

Установление высоких температур в нижней полосе сухостепного пояса, вызывающее отцветание и засыхание весенней растительности, заставляет A. asiatica мигрировать в более высокий пояс гор, где сочетание физических условий и цветения растительности являются вполне подходящими для этой уховертки как вида теплолюбивого, влаголюбивого и фитофага.

Таким образом, обитая в пустынном и сухостепном поясах, A. asiatica не является ксерофилом. Она представляет собой жизненную форму, «убегающую от засухи».

В этом отношении она напоминает растения эфемеры, очень распространенные в некоторых пустынях. Они появляются весной, когда влаги бывает для них достаточно, и быстро исчезают при наступлении более засушливых условий, проделав в кратчайший срок весь свой цикл вегетации (Вальтер-Алехин). A. asiatica улетает выше в горы, занимает новую территорию с подходящими физическими условиями, т. е. тем самым удлиняет период своей жизнедеятельности.

Описанные сезонные передвижения уховерток в пределах хребта Кара-тау должны быть отнесены к категории миграций.

Поскольку весенние миграции A. asiatica протекают под влиянием сезонных климатических изменений и засыхания кормовой растительности, мы определяем их, пользуясь терминологией Хипа (1931), как «климатически кормовые миграции».

Согласно данным Семенова-Тян-Шанского (1935) и Бей-Биенко (1936), горообразовательные процессы третичного времени явились мощным фактором в диференциации фауны Dermatoptera.

Возникновение горных систем Средней Азии привело, с одной стороны, к нарушению связи между отдельными частями территории, на которой происходили орогенические процессы и с другой — к перемещению вверх видов, населявших эту территорию. Эти обстоятельства способствовали появлению ряда узкораспространенных видов и даже родов. Некоторые из этих видов, в том числе и Anechura asiatica впоследствии под влиянием похолодания климата в ледниковое время принуждены были спуститься вниз, что и способствовало их расселению на значительной территории, после чего наступившее потепление заставило часть их вернуться в горные области, оставив, однако, завоеванные низменные места за собой.

Мы считаем, что наши наблюдения над ежегодными миграциями A. asiatica в Кара-тау существенным образом подкрепляют эту теорию, основанную в основном на зоогеографических данных. Оказывается, что и сейчас мы можем наблюдать картину, которая до известной степени повторяет отдельные моменты тех длительных «исторических» миграций уховерток, которые протекали на территории Средней Азии, начиная с третичного времени.

Выводы

Изучение поведения Anechura asiatica в пустынном и сухостепном поясах Кара-тау показало, что:

1. Основными местообитаниями A. asiatica, где они откладывают яйца, являются широкие влажные речные долины предгорий Каратау с их азональной мезофитной растительностью.

2. Установление высоких температур в местах отрождения A. asiatica, вызывающее отцветание и засыхание весенней растительности, заставляет уховертку мигрировать в более высокий пояс гор, где сочетание физических условий и условий цветения растительности являются вполне подходящими для A. asiatica как вида влаголюбивого, теплолюбивого и фитофага.

3. Массовый лёт A. asiatica продолжается около двух недель. За это время происходит переселение уховерток с места откладки яиц в верхнюю полосу сухостепного пояса, в результате чего A. asiatica в массе накапливается на каменисто-щебнистых склонах типичных Каратавских ущелий.

4. К концу июня, когда уже и в горах начинается засушливый период, уховертки становятся малоподвижными. Они скапливаются кучками под камнями или под подушковидными кустами тау-сагыза, где продолжает сохраняться влага, оставаясь в таком состоянии на весь период летней засухи.

5. На основании косвенных данных можно предположить, что обратная миграция A. asiatica к местам яйцекладки происходит осенью, с наступлением похолодания в горах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболин Р. И., Труды Института почвоведения и геоботаники САГУ, в. 2, Казахстанская серия, 1929. — 2. Бей-Биенко Г. Я., Насекомые кожистокрылые. Фауна СССР. Новая серия, № 5, 1936.—3. Вальтер Г.—Алехин В., Основы ботанической географии, 1936.—4. Коровин Е. П., Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, 1934.—5. Микешин Г. В., Отчет о ботанических исследованиях в районе Кайнар-Бастау (Каратавская экспедиция ВНИИК и Г, 1934) (рукопись), 1935.—6. Правдин Ф., Сов. каучук, 5, 31—34, 1934.—7. Правдин Ф. Н., Очерк вредителей семян тау-сагыза. Сборник «Вредители и болезни каучуконосных растений». 1. Под редакцией Емельяновой Н. А., стр. 28—46, 1935.—8. Семенов А., Revue Russe d. Entomol., III, 196—199, 1903.—10. Семенов-Тян-Шанский А., Изв. Акад. наук, VII сер., Отд. мат. и ест. наук, 5, 525—830, 1935.—11. Shelford V. E., Biol. Bull., XIV, I, 1907.—12. Heape W., Emigration, migration and nomadism, 1931.

SEASONAL MIGRATIONS OF THE ASIATIC EARWIG ANECHURA ASIATICA SEM. IN KARA-TAU

by F. N. Pravdin

A study of the behaviour of Anechura asiatica in desert and arid-steppe belts of Kara-Tau has shown that:

1. The principal habitats of Anechura asiatica where they lay their eggs, are the wide and moist river valleys of the Kara-Tau forelands with their mesophytic vegetation.

2. The setting in of high temperatures in spots of the earwig hatching, which causes the fading and withering of spring vegetation, compels the earwig to migrate to a higher mountain belt where the combination of physical conditions with those of the plant blooming is the most suitable one for A. asiatica, as a hydrophilic, termophilic species and as a phytophagus.

3. The mass flight of A. asiatica lasts about a fortnight. During this time the earwig migration from the place of their egg-laying to the upper zone of the arid-steppe belt occurs, due to which A. asiatica accumulate in a mass on the stony-rubble slopes of typical Kara-Tau gorges.

4. By the end of June, with the beginning of a period of dryness in the mountains, earwigs become inert. They gather in small heaps under stones and pillow like tau-sagyz, where moisture persists, remaining in such a state during the whole period of the summer drought.

5. On the ground of indirect data it may be supposed that the return migration of A. asiatica to the spots of egglaying takes place in autumn with the onset of chilly weather in the mountains.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

О РАЗВИТИИ И ВЫЖИВАНИИ КЛЕЩЕЙ DERMACENTOR SILVARUM В РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Е. И. Орлов и Г. К. Лонзингер

СООБЩЕНИЕ ПЕРВОЕ

В процессе систематического изучения особенностей паразитирования клещей Dermacentor silvarum на различных видах млекопитающих и пироплазмозных очагах (Орлов, Лонзингер, Окрокверцхова, Кайзер, 21, 22) очень скоро стало ощущаться наличие некоторых существенных пробелов в наших знаниях экологии клещей. Опубликованные материалы по биологии и экологии Dermacentor silvarum значительно облегчают понимание отдельных явлений клещевой зараженности млекопитающих и их местообитаний, но все же являются недостаточными для более углубленного понимания многих сторон изучаемых вопросов.

Так, в настоящее время требуются сведения о степени выживаемости и особенностях развития всех стадий Dermacentor silvarum в различных природных условиях.

Отсутствие подобных данных и заставило териологические группы кафедры зоологии Саратовского зооветеринарного института и ветеринарной опытной станции заняться изучением полевой экологии Dermacentor silvarum.

Все наблюдения проведены с 15.V по 20.VIII.1936 г. в окрестностях с. Галахова Екатериновского района и близ Базарного Карабулака Саратовской области.

В первом пункте исследования проводились на выгоне и в лесу, а во втором — на выгоне и в овраге. В данной статье сообщаются итоги наблюдений в первом пункте.

Выгон села Галахова расположен на очень пологом склоне долины речки Белгазы. От речки выгон отделен селением с зоной огородов и садов. Растительный покров представлен вариациями злаково-осочково-разнотравных ассоциаций (Koeleria gracilis, Festuca sulcata, Carex stenophylla, Artemisia austriaca и др.). Растительность сильно выбита и стравлена скотом, пасущимся здесь с некоторыми перерывами с ранней весны до осени. Выгон — типичный для юго-востока, сильно измененный скотобоем участок бывшей степи.

Лес, в котором проводились параллельно наблюдения, расположен в одном из облесенных оврагов (Полежаевом), рассекающих долины на ряд межовражных пространств. Склоны оврага до самого ложа покрыты древесно-кустарниковой растительностью (дуб, осина, липа, тальник), травостой слабо развит. Поверхность земли густо покрыта старой опавшей листвой, под которой находился почти сухой поверхностный слой почвы.

Весна и лето 1936 г. характеризуются почти полным отсутствием атмосферных осадков и высокой температурой. Постоянная сухость воздуха и поверхностного почвенного слоя не только на выгоне, но даже и в лесу имела положительное значение для наших работ, так как позволила в известной степени исключить прямое непосредственное влияние сырости, сильной влажности на ход развития кле-

щей. Во всяком случае влияние влажности было второстепенным и проявлялось в комбинации с температурой. Последняя играла основную определяющую роль.

Методика

Для наблюдения в избранных стациях за состоянием насосавшихся самок и процессом откладки яиц мы взяли самок средней упитанности (10—11 мм длины и 350—450 г веса). Это было сделано с целью подбора однородного материала, так как получение в достаточном количестве сильно насосавшихся самок оказалось затруднительным. Клещи снимались с крупного рогатого скота и свиней, не обрабатывавшихся химическими препаратами, и затем помещались в металлические садочки.

Садочки имели вид цилиндриков высотой в 4 см и диаметром в 2,5 см. Стенки цилиндров были сделаны из полосок металлической мелкоячеистой мельничной сетки, а деревянные кружочки одинакового диаметра (2,5 см) и шириной в 0,5 см образовывали у цилиндров донышки и крышки (пробки). Полоски сетки опоясывали кружочки, которые с одной стороны цилиндрика закреплялись прочно и играли роль донышков и с другой противоположной стороны только плотно прилегали к сетке и использовались в качестве крышек или пробок. Сетка закреплялась на кружочках обвязыванием ее снаружи бечевой на уровне кружочков. Свободный край сетки снаружи скреплялся ниткой со стенкой садка. Щели и отверстия законопачивались ватой.

В таких садочках клещи, конечно, находились в несколько искаженных экологических условиях по сравнению с микроклиматическими условиями местонахождения самих садков. Однако эта разница была ничтожной в сравнении с разницей в экологических условиях стаций. Испытания показали, что различия в температуре и влажности воздуха внутри садка и вне его почти исчезали через непродолжительное время после закладки садка (через 15—27 минут в условиях термостата) и могли возникать на короткие сроки только при резкой смене действия этих климатических факторов.

Испытания производились в лаборатории, для чего брались два термометра с градуировкой в 100°, с разностью показаний температуры между ними в +1°, и садочек, в котором велись наблюдения за клещами. Один термометр ртутной частью вставлялся в садочек через отверстие крышки садочка, а другой помещался рядом с садочком. Все это укладывалось на слой ваты и помещалось на столе на 30 минут для проверки действия термометров, после чего показания обоих термометров записывались, и вся испытуемая комбинация помещалась вместе с ватой в термостат. В дальнейшем через стеклянную дверцу термостата каждую минуту регистрировались изменения показаний обоих термометров до тех пор, пока ртутные столбики не пришли в устойчивое состояние. Затем термометры с садочками на слое ваты извлекались из термостата и помещались на стол, где регистрировался процесс охлаждения также до прекращения изменений в показаниях обоих термометров. Результаты испытания сведены в таблицу.

Показания обоих термометров в условиях термостата оказались равными на 6-й минуте (при нагревании до +29°). Дальнейшее прогревание привело к небольшому отставанию показания термометра, находившегося в садке, и, начиная с 15-й минуты, ртутные столбики пришли в устойчивое состояние, показывая 35 и 33°. Учитывая разные свойства термометров (разницу в показаниях в однородных условиях на +1° при +19°), мы можем констатировать

разницу температуры внутри садка и окружающей среды (атмосферы термостата) только на $+1°$ при $+35°$, но и эта разница есть следствие неоднородности в свойствах самих термометров. Разница в их показаниях еще более увеличилась при повышении температуры. В этом пришлось убедиться при проверочном наблюдении, когда рядом с контрольным термометром был положен термометр, вынутый из садка, и показания их попрежнему отличались на $+2°$.

После извлечения нашей испытуемой комбинации из термостата ртутные столбики на 27-й минуте приняли устойчивое состояние, показывая $+20,5$ и $+19,5°$, т. е. с разницей в $+1°$, как было в начале испытания.

Вывод из результатов этих испытаний отмечен ранее [1].

От садочков с марлевой сеткой мы отказались сразу же вследствие их непрочности и возможности намокания во время дождей, сильной росы. В течение всего периода работ часть садков бесследно исчезла, а некоторые садки время от времени оказывались выброшенными из ниш со следами зубов на сетке и деревянных кружочках.

Были зарегистрированы факты обнаружения садков в нескольких метрах от мест закладок. Почти во всех этих случаях клещи и прочее содержимое садков оставались в полной сохранности.

Перед размещением садков в избранных стациях проведены наблюдения за поведением клещей, пущенных на поверхность земли. Наблюдения велись в ящике, площадью около 0,15 м², в котором помещались куски почвы с двух стаций — выгона и стерни, равных по площади 0,075 м² и толщиной в 20 см.

На границе стаций были пущены 15 самок средней упитанности. Сверху садок плотно затягивался металлической мельничной сет-

Таблица 1. Температура до испытания вне термостата: в садке + 20°, вне садка + 19°, температура в термостате + 35°

Место испытания	Температура	Минуты 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Термостат	В садке	21,5	23	25	26	27	29	30	31	31,5	32	33	33,5	34	34	35
То же	Вне садка	22	24	26	27	28	29	30	30,5	31	31,5	32	32	32,5	32,5	33
Вне термостата	В садке	34	32,5	31	30	28,5	27,5	26,5	26	25	24,5	24	23	23	22	22
То же	Вне садка	31	29	27	26	24,5	23,5	23	22,5	22	21,5	21	21	21	20,5	20,5

Место испытания	Температура	Минуты 16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Термостат	В садке	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35				
То же	Вне садка	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33				
Вне термостата	В садке	22	22	22	21,5	21,5	21	21	21	21	21	21	20,5	20,5	20,5	20,5
То же	Вне садка	20,5	20,5	20,5	20	20	20	20	20	20	20	20	20,5	20,5	20,5	20,5

[1] Вышеописанные испытания были проведены сотрудницей Карабулакской группы В. Г. Петелиной.

кой и в таком виде оставлялся среди двора на 5 дней (с 6 по 11.VI).

Ставилась задача установить, в каких именно местах клещи локализируются для откладки яиц. Уже через полчаса все пущенные самки расползлись с поверхности земли, спустя пять дней содержимое ящика тщательно осматривалось и регистрировались места залегания самок. Оказалось, что большинство самок разместилось в щелях поверхностного слоя почвы на глубине 3—4 см, часть же расположилась под комками земли, камешками и два клеща в щелке ящика (Орлов и Петелина).

В ряде работ также приводятся некоторые сведения о результатах наблюдений за размещением напившихся самок для откладки яиц в природе. Так, по наблюдениям О. М. Казанцевой этот процесс происходит в расщелинах почвы, под корнями растений. Один из авторов (Орлов) отмечает в качестве «убежищ клещей» щели, пространства под комками земли, под листвой, норки, углубления.

В некотором противоречии с вышеприведенными сведениями находятся наблюдения Алфеева: «Большинство самок располагалось у самого края кустиков травы, в большинстве случаев вниз головой, причем под ними обычно были в массе находимы яйца или личинки, сидящие более или менее значительными группами. Самок, зарывшихся под слой земли, как то имело место с Jxodes ricinus, здесь обнаружено не было».

Как наши наблюдения, так и наблюдения, описанные в литературе, дали основания разместить садки в небольших искусственных нишах, подобных расщелинам и углублениям в почве.

В лесу ниши были устроены под пнями, между корнями; ниши прикрывались листвой. Для размещения садков было выбрано место, посещавшееся коровами. Здесь в 1935 и 1936 гг. были обнаружены личинки и нимфы Dermacentor silvarum. На выгоне небольшие ниши были устроены в кучках земли, обычно набрасываемой вокруг оснований телефонных столбов. Ниши прикрывались комками земли. Около столбов иногда останавливались коровы, почесывались, и здесь легко могло происходить естественное сбрасывание и спадение клещей.

В таком случае клещи попадали, вероятно, как раз в те условия, в которые мы поместили наши садки. Садки как в лесу, так и на выгоне находились в затененных пространствах, доступных для циркуляции воздуха, т. е. в такой обстановке, в которой приходилось наблюдать клещей в период яйцекладки.

При просмотре ниши открывались, садки осторожно извлекались, открывались для установления состояния их содержимого и затем снова водворялись на прежнее место. В каждой нише в лесу находилось по одному-два, а на выгоне по три садка. Просмотр проводился через разные промежутки или регулярно через день (см. таблицы).

В обеих стациях садки осматривались в один и тот же день или поочередно: в данный день на выгоне, на следующий день в лесу.

Из микроклиматических факторов в окрестностях Галахова учитывалась только температура. Измерялась температура воздуха на поверхности почвы около ниши и в нише до раскрытия ее перед осмотром садков. Для этого термометр вводился в ниши через расщелины.

Температура мерилась на выгоне и в лесу в разные дни и в одни и те же дни с разницей во времени в 20 минут.

В табл. 2 приводятся некоторые выборочные данные — средние из многократных измерений. В начале июля в 13 часов дня на поверхности земли на выгоне температура была выше, чем в лесу, на

18—25°, а в нишах — на 11—16,5°; в иные дни на выгоне термометр показывал даже 60—65° на солнцепеке. Утром в 6—7 часов при разнице температуры на поверхности в 4,5—12,5° температура в нише равнялась 5—10°. Вечером перед заходом солнца разница на поверхности становилась небольшой и была более значительной в нишах (от 5 до 10°). Дневная разница стала уменьшаться в конце июля и еще более сократилась во второй декаде августа, став равной нескольким градусам (данные не приводятся вследствие утраты регистрационных листков).

Таблица 2

Дата	Время суток	Станция	Температура на поверхности	Температура в нише	Дата	Время суток	Станция	Температура на поверхности	Температура в нише
4.VII	13 часов	Выгон	44,0	34,0	11.VII	8—20	Выгон	35,0	22,0
	13—20	Лес	25,6	22,1		8—00	Лес	20,0	18,0
		Разница	18,4	11,9			Разница	15,0	4,0
6.VII	13 часов	Выгон	55,5	39,5	8.VII	20—30	Выгон	21,0	22,0
	13—20	Лес	30,0	23,0		20—10	Лес	26,0	17,0
		Разница	25,5	16,5			Разница	1,0	5,0
9.VII	7—20	Выгон	17,0	16,5	14.VII	19—20	Выгон	29,0	29,0
	7—00	Лес	12,5	11,5		19—00	Лес	27,0	8,0
		Разница	4,5	5,0			Разница	2,0	10,0
11.VII	6—00	Выгон	34,0	29,0	28.VII	13—00	Выгон	38,0	25,0
	6—20	Лес	21,5	19,0		13—20	Лес	23,8	19,7
		Разница	12,5	10,0			Разница	14,2	5,3

Наблюдения

Продолжительность жизни клещей после снятия с главных хозяев и в период откладки яиц. Как отмечалось ранее, для наблюдений за состоянием насосавшихся клещей и процессом откладки яиц были взяты клещи средней упитанности. Среди заложенных клещей, однако, один клещ, № 1, в лесу был представлен сильно насосавшейся самкой, помещенной в садок в состоянии начала откладки яиц. Дальнейшее состояние этого клеща, характер откладки яиц и развитие их заметно отличались от других клещей, и потому данные по клещу № 1 учтены особо.

В лесу было заложено 25 клещей, из них № 1 — указанная сильно насосавшаяся самка, клещи №№ 3, 4 и 19 исчезли на 3-й день после закладки, клещи №№ 8 и 22 умерли без откладки яиц к 5.VI. Таким образом, в лесу в начальный период работ под наблюдением находились 20 клещей. В дальнейшем исчезло еще несколько клещей. Это во всех расчетах учитывалось.

На выгоне было заложено 36 клещей (20.V), все средней упитанности, из них № 23 не отложил яиц и найден мертвым 11.VI, №№ 7, 8, 9, 19, 21, 22 и 27 исчезли в процессе откладки яиц (садки, в которых находились клещи, были кем-то утащены), следовательно, на выгоне наблюдения проведены преимущественно над №№ 26—28 клещей.

Продолжительность жизни клещей на выгоне равнялась 24—46 дням, в среднем 36,7 дням. Продолжительность жизни клещей в лесу равнялась 29—78 дням, в среднем 61,2 дням; клещ № 1 умер на 20-й день после завершения полной откладки яиц.

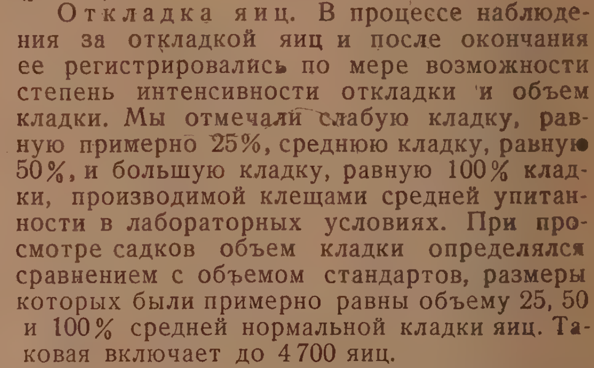


Рис. 1. Отмирание самок Dermacentor silvarum в период откладки яиц: *1*—на выгоне, *2*—в лесу

Итак, на выгоне длительность жизни клещей в массе оказалась почти вдвое короче, чем в лесу (рис. 1).

Откладка яиц. В процессе наблюдения за откладкой яиц и после окончания ее регистрировались по мере возможности степень интенсивности откладки и объем кладки. Мы отмечали слабую кладку, равную примерно 25%, среднюю кладку, равную 50%, и большую кладку, равную 100% кладки, производимой клещами средней упитанности в лабораторных условиях. При просмотре садков объем кладки определялся сравнением с объемом стандартов, размеры которых были примерно равны объему 25, 50 и 100% средней нормальной кладки яиц. Таковая включает до 4700 яиц.

На выгоне 100% кладка яиц произведена значительно бóльшим количеством клещей, чем в лесу. Результаты этих наблюдений сведены в табл. 3.

Таблица 3. Численность клещей (55), закончивших откладку яиц

В объеме (в %)	На выгоне		В лесу	
	количество	%	количество	%
25	3	10,7	2	10,0
50	2	7,1	7	35,0
100 нормальной кладки	23	82,2	11	55,0
	28	100	20	100

Продолжительность всего периода продуцирования яиц и времени малой, средней и большой откладки их на выгоне и в лесу показана в табл. 4.

Таблица 4

Стация	Длительность (в днях) откладки яиц до достижения объема кладки						Длительность всей откладки	
	в 25%		в 50%		в 100%			
	средняя	минимум—максимум	средняя	минимум—максимум	средняя	минимум—максимум	средняя	минимум—максимум
Выгон	3,2	2—21	3,8	2—18	8,3	8,15	15,3	11—24
Лес	5,6	1—13	16,2	4—44	7,7	2,28	29,2	7—45

Откладка яиц длилась на выгоне в среднем 15,3 дня, а в лесу 29,5 дней, т. е. на выгоне длилась почти вдвое меньший срок, чем в лесу.

У тех клещей, которые дали 100% кладку яиц, длительность продуцирования яиц на выгоне и в лесу оказалась примерно одинаковой (см. табл. 4); кладки в 25 и 50% образовывались в лесу медленнее, чем на выгоне. Это и определило замедленный процесс всей кладки яиц в лесу, что сказалось на неполноте откладки у 45% находившихся здесь клещей.

После достижения кладки примерно одного из указанных объемов (25, 50 или 100% нормальной кладки) продуцирование яиц продолжается беспрерывно или с интервалами. Наблюдается двоякого рода откладка: а) более или менее интенсивная, в таком случае количество яиц заметно увеличивается в короткие промежутки и малая кладка сменяется средней, а затем у многих клещей — большой кладкой; б) слабая, ничтожная откладка — это продуцирование яиц незначительными порциями за сутки. Этот процесс можно назвать «докладкой» яиц.

Длительность докладки яиц, как и длительность откладки на выгоне, была меньше, чем в лесу (табл. 5).

Таблица 5. Длительность продолжения откладки (докладки) яиц после достижения объема кладок

Стация	в 25%		в 50%		в 100%		Общая средняя
	средняя	минимум—максимум (колич. показ.)	средняя	минимум—максимум (колич. показ.)	средняя	минимум—максимум (колич. показ.)	
Выгон . . .	12,6	8—20 (3)	16	15—17 (2)	8,7	7—14 (23)	9,3 (7—20)
Лес	12	12 (1)	29	17—46 (8)	13,1	1—27 (10)	19,7 (1—46)

Это дополнительно указывает на более интенсивный характер продуцирования яиц на выгоне.

Развитие яиц. В этом разделе рассматриваются сроки развития яиц от начала откладки до потускнения, с момента потускнения до появления первых личинок и длительность всего периода развития яиц.

Яйца в течение некоторого времени после откладки имеют коричневатый цвет разных оттенков и блестящую поверхность, затем становятся матовыми и тускнеют — признак предстоящего вылупления личинок.

Сводный материал по развитию яиц дан в табл. 6.

Таблица 6. Развитие яиц с момента откладки (в днях)

Стация	До потускнения			С момента потускнения до выхода личинок			До первого появления личинок		
	среднее	минимум—максимум	колич. показ.	среднее	минимум—максимум	колич. показ.	среднее	минимум—максимум	колич. показ.
Выгон	23,3	12—35	26	3,9	1—8	25	27,1	15—35	25
							24,0		1 (№ 10)
Лес	32,5	29—38	6	16,1	9—18	6	47,3	42—50	6
»	23,4	10—30	10	16,1	4—27	10	42,2	35—57	10
»							42,0	—	1 (№ 1)

Первая фаза в развитии яиц (до потускнения) длилась в среднем одинаковый промежуток в обеих стациях или в 1,5 раза дольше в лесу.

Вторая фаза в развитии яиц протекала на выгоне в 4 раза быстрее, чем в лесу.

Все развитие яиц до вылупления первых личинок длилось в среднем 27 дней, а в лесу—42—47 дней (от 42 до 57 дней), т. е. на выгоне протекало значительно (почти в 2 раза) быстрее, чем в лесу.

На выгоне почти во всех садках небольшая часть яиц (не более 5%) засохла в период массового выхода личинок. В лесу это отмечено в двух садках (№№ 6 и 23). В других садках состояние всех яиц до конца не было прослежено, так как садки брались из леса по мере обнаружения массового появления личинок, которые использовались затем для других очередных наблюдений. Вообще замечено, что стойкость яиц тем больше, чем больше яйцекладка. По мере выхода личинок и уменьшения объема кладки стойкость остающихся яиц прогрессивно уменьшается. Яйца в большой кладке лучше сохраняются, чем в малой кучке. В этом последнем случае большее количество яиц и бóльшая поверхность их подвергаются воздействию внешних факторов.

Отмечаем попутно, что в садках как на выгоне, так и в лесу не зарегистрированы факты покрытия яиц и гибели от плесневых грибков. В садках появился на деревянных кружочках плесневый гриб (вероятно, Pinicillium), не переходивший на яйца.

Поедания яиц какими-либо животными замечено не было.

Массовый выход личинок. Появление личинок единицами сменяется, как правило, их массовым дружным выходом. Длительность выхода различна и для данных стаций указана в табл. 7.

Таблица 7. Длительность периода массового выхода личинок (в днях)

Стация	Средняя	Минимум—максимум	Колич. показ.	Примечание
Выгон	5,7	2—10	25	В расчет включен № 1 и исключены №№ 2 и 5
Лес	9,4	3—19	15	

Выход личинок на протяжении 19 дней наблюдался только в одном садке (№ 1) и в течение 16 дней в двух садках, в остальных—более короткие сроки. В садках №№ 2 и 5 личинки впервые были замечены 24.VI—10.VII (№ 2) и 10.VIII (№ 5), затем личинки не регистрировались (вероятно, вылупление прекратилось), массовый выход личинок в этих садках наблюдался соответственно 4—7.VIII и 7—10.VIII, так что основной период выхода личинок оказался очень отодвинутым от первых дней их появления и протекал в течение 3—4 дней.

Итак, на выгоне массовый выход личинок протекал, так же как и развитие яиц, почти вдвое быстрее, чем в лесу.

Наиболее важным фактором, определяющим время развития яиц и массового появления личинок, является, безусловно, температура. Это видно хотя бы из следующего наблюдения. 12.VII из ряда садков, находившихся в лесу, часть яиц была взята и помещена в пробирки примерно в такие условия температуры, какие наблюдались на выгоне. Через один-два дня яйца завершили последнюю фазу

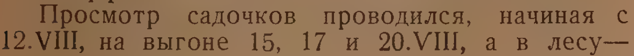
своего развития, и начался массовый выход личинок. В лесу же родственные им яйца еще долгое время оставались коричневатыми или тусклыми, и личинки появились значительно позже (26.VII, 1 и 2.VIII).

Стойкость или выживаемость насосавшихся личинок. Для наблюдений были заложены на выгоне 60, а в лесу 100 личинок, по десятку в каждый садочек. Садочками служили тонкостенные широкие трубки диаметром в 1,5 см, закрывавшиеся с обеих сторон рыхлой ватной пробкой.



Рис. 2. Стойкость голодных (ненасосавшихся) личинок: 1 — на выгоне, 2 — в лесу

Это, как и следующее, наблюдение (над ненасосавшимися нимфами) было проведено в условиях сильного отклонения от обстановки, в которой молодые и голодные стадии метаморфоза находятся в природе. Специальные наблюдения показали, что голодные личинки и нимфы часть времени проводят в укрытиях на поверхности или на небольшой глубине в трещинах, в щелях, около мест откладки яиц, затем переходят на растения. Не желая рисковать потерей ограниченного материала и не имея возможности постоянно контролировать поведение личинок и нимф, мы заключили их в садочки, размещенные в нишах. Это могло соответствовать самое большее условиям пребывания пассивных голодных личинок и нимф только в первый период после метаморфоза.


Просмотр садочков проводился, начиная с 12.VIII, на выгоне 15, 17 и 20.VIII, а в лесу — 15, 16 и 20.VIII.

Стойкость личинок в обеих стациях оказалась в общем сходной (табл. 8 и рис. 2). Как на выгоне, так и в лесу к 20.VIII, т. е. за 7—8 дней, все личинки погибли — высохли.

Таблица 8

Стация	Количество заложенных личинок	Дата закладки	Выживаемость личинок в %				
			Август				
			14	15	16	17	20
Выгон	60	12.VII		8,4		1,8	0
Лес	100	12.VII	18.0	—	3,0		0

Личинки, вылупившиеся в июне и июле из яиц, отложенных клещами в металлических садках на выгоне и в лесу, оказались менее стойкими в условиях выгона. В эту часть лета температура и степень влажности в местах нахождения садков в избранных стациях была резко различной (табл. 2). Высокая температура и чрезвычайная сухость всей окружающей среды (воздуха, почвы) на выгоне оказали отрицательное влияние на личинок и они довольно быстро высыхали. В августе микроклиматические условия выгона изменились в благоприятную сторону для личинок и выживаемость их стала примерно сходной в обеих стациях.

Стойкость или выживаемость ненасосавшихся нимф. Для наблюдения 23—24.VII было заложено на выгоне 30 и в лесу 60 нимф в садочки по десятку в каждый из них. Результаты наблюдений представлены в табл. 9 и рис. 4.

Таблица 9

Стация	Количество номеров	Дата закладки	Выживаемость насосавшихся нимф в %												Исчезло
			Июль					Август							
			25	27	28	30	31	3	5	7	10	12	14	16	
Выгон	30	24.VII			93,4	90,1		46,8	33,5	0					3,5
Лес	60	23.VII	96,7		95,1		86,8	80,2	71,9	61,2	61,9	53,6	32,0	30,4	17.1

Стойкость ненасосавшихся нимф в условиях выгона оказалась почти вдвое меньшей, чем в лесу.

На выгоне к 3.VIII, т. е. через 10 дней после закладки, погибло почти 50% нимф, а к 7.VIII погибли и остальные (не считая исчезнувших — 3,5%). В лесу же к 7.VIII сохранилось еще около 60% нимф (несколько нимф исчезло). Последние нимфы (17,1%) погибли лишь между 17 и 20.VIII, т. е. между 26-м и 29-м днем после закладки.

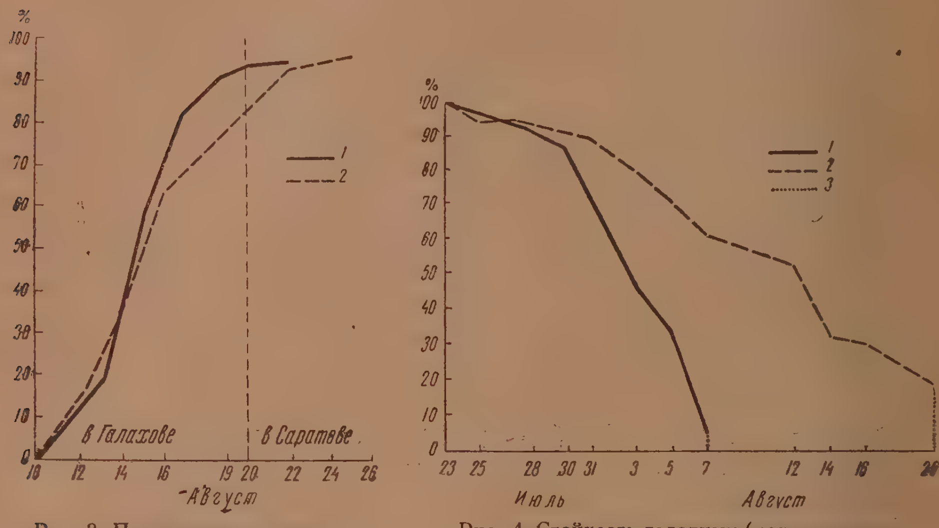


Рис. 3. Превращение личинок в нимфы: *1*—на выгоне, *2*—в лесу

Рис. 4. Стойкость голодных (ненасосавшихся) нимф: *1*—на выгоне, *2*—в лесу, *3*—% исчезнувших нимф

Метаморфоз личинок (превращение насосавшихся личинок в нимфы). Для наблюдений 10.VIII было заложено на выгоне и в лесу по 150 личинок в металлические садочки по десятку в каждый из них. Результаты наблюдений приведены в табл. 10 и рис. 3.

До 14.VIII, т. е. в течение первых 4 дней, метаморфоз личинок на выгоне и в лесу протекал довольно сходно. Затем после 15.VIII на выгоне процесс превращения усилился и закончился к 20.VIII, в лесу же 20.VIII метаморфоз завершился только у 83% личинок. Превращение остальных личинок растянулось до 26.VIII и протекало уже в лабораторных условиях, так как 20.VIII садки были взяты из леса и переправлены в Саратов. Перемена местонахождения садков, вероятно, не только не задержала метаморфоз, а, наоборот, ускорила его течение, поскольку личинки в дальнейшем содержались в обстановке постоянной и более повышенной температуры по сравнению с температурой леса.

Метаморфоз отдельных личинок длился как на выгоне, так и в лесу от 3 до 11 дней, в среднем 5,8—5,9 дней, причем несколько дольше в лесу, чем на выгоне.

Так как метаморфоз личинок, заложенных в лесу, закончился вне этой стации, нельзя привести данные о средней длительности процесса превращения специально для лесной обстановки. Отметим только, что на выгоне к 11-му дню метаморфоз закончился у 138 особей (11 личинок погибло), а в лесу—только у 125 особей; остальные частью погибли (11), частью (16) превратились в нимфы позже.

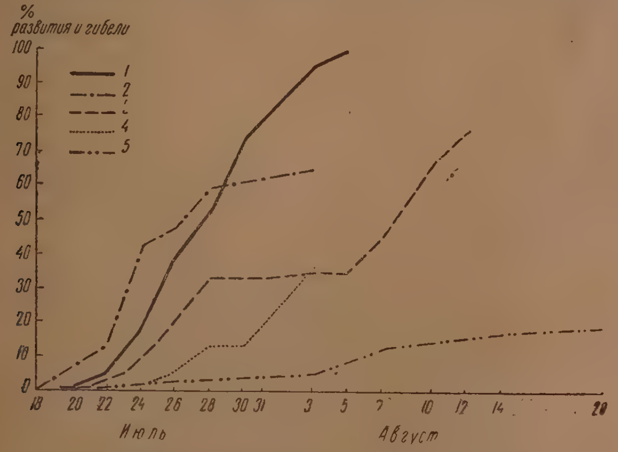


Рис. 5. Превращение нимф во взрослых клещей (1 серия): *1* и *2*—на выгоне, *3*—в лесу, *4*—гибель нимф на выгоне, *5*—гибель нимф в лесу

В общем на выгоне метаморфоз личинок протекал более ускоренно и охватил в один и тот же отрезок времени большее количество особей.

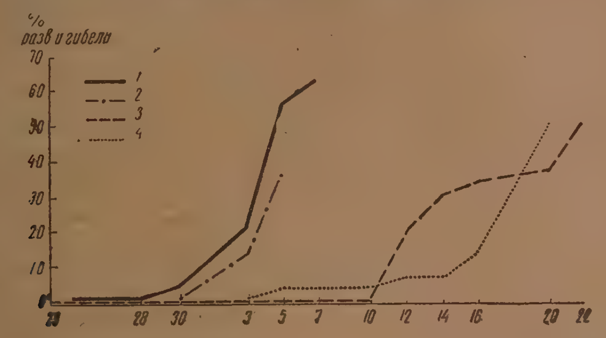


Рис. 6. Превращение нимф во взрослых клещей (II серия): *1*—на выгоне, *2*—гибель нимф на выгоне, *3* — в лесу, *4* — гибель нимф в лесу

Метаморфоз нимф (превращение нимф в imagines). Для наблюдения были заложены две серии насосавшихся нимф: первая серия 20.VII в количестве 23 и 17 нимф на выгоне и 43 нимф в лесу; вторая серия 24.VII на выгоне и 23.VII в лесу в количестве 30 нимф в каждой стации. Нимфы были размещены в металлических садках, преимущественно по 5 особей в каждом из них. Итоговые материалы наблюдений сообщаются в сводных табл. 11 и 12 и иллюстрируются рис. 5 и 6.

Таблица 10

Насосавшиеся личинки					Превращение личинок в нимфы												
Дата снятия	Количество заложенных	Место закладки	Дата закладки	Ход метаморфоза	Август											Погибло	Исчезло
					12	13	14	15	16	17	19	20	22	24	26		
10.VIII	150	Выгон	12.VIII	Численность личинок, завершивших метаморфоз	—	30	—	57	—	38	10	3	1	—	—	11	—
10.VIII	150	Лес	12.VIII		20	—	35	—	41	—	—	29	10	2	4	7	2
10.VIII	150	Выгон	12.VIII	То же в %	—	20	—	38	—	25,3	6,7	2,0	0,7	—	—	—	—
10.VIII	150	Лес	12.VIII	» » »	13,3	—	23,3	—	27,3	—	—	19,3	6,6	1,3	2,6	—	—
10.VIII	150	»	»	» » »													
10.VIII	150	Выгон	12.VIII	Ход метаморфоза в % к общему числу	—	20,0	—	58,0	—	83,3	90,0	92,0	92,7	—	—	—	7,3
10.VIII	150	Лес	12.VIII		13,3	—	36,1	—	63,9	—	—	83,2	89,8	91,1	93,7	4,9	1,4

На выгоне к 3.VIII в группе в 23 нимфы метаморфоз закончился у 95%, а в группе в 17 нимф—у 64,5% особей, остальные нимфы из второй группы к 3.VIII засохли. В лесу к 3.VIII метаморфоз завершился только у 34,8% особей; всего в лесу метаморфозом было охвачено 76,6% особей (к 20.VIII), остальные нимфы засохли (18,5%) и исчезли (4,6%).

Наблюдения за нимфами второй серии показали следующее. Метаморфоз на выгоне завершился к 7.VIII у 63,2% особей, остальные нимфы засохли (36,6% к 5.VIII); в лесу же метаморфоз закончился у 36,6% и притом только к 20.VIII, остальные нимфы (13,4%) завершили метаморфоз между 20 и 26.VIII в Саратове после взятия садков из леса, а 50% нимф погибло в лесу до 20.VIII. Характерно также, что на выгоне первая особь появилась 30.VII, максимальный выход наблюдался между 3 и 5.VIII, а в лесу имагинальные стадии стали появляться только с 12.VIII.

Итак, метаморфоз нимф на выгоне завершился быстрее на 14—15 дней и охватил большее число особей, чем в лесу (на выгоне 53 особи из 70 заложенных; в лесу 44 из 73 заложенных; на выгоне погибло 17, а в лесу 23 нимфы и 2 нимфы исчезли; у 4 нимф метаморфоз закончился в Саратове).

Наблюдения над нимфами проводились в основном (20 дней из 30) в период большой разницы в температурах воздуха выгона и леса. Это, несомненно, сказалось на степени интенсивности процесса метаморфоза в разных стациях.

Что касается длительности метаморфоза отдельных нимф, то на выгоне у второй серии нимф он длился от 8 до 17 дней, в среднем 13,4 дней, а в лесу— от 21 до 28 дней, в среднем 22,9 дней, т. е. почти в два раза медленнее (табл. 13).

Таблица 11

Насосавшиеся нимфы: место закладки	дата снятия с зверька	дата закладки	количество заложенных	Превращение нимф в imagines I серия: Июль 21	22	23	24	25	26	28	30	31	Август 3	5	7	10	12	Всего	Погибло	Исчезло	Ход метаморфоза
Выгон	13.VII	20.VII	23	—	1	—	3	—	5	3	5	—	5	1					—	—	Численность нимф, завершивших метаморфоз
»	—	20.VII	17	—	2	—	5	—	1	2	0	—	1						6	—	
Лес	13.VII	19.VII	43	0	—	2	—	4	—	8	—	0	1	0	4	10	4		8	2	
Выгон	13.VII	20.VII	23		4,3		13,0		21,7	13,0	21,7		21,7	4,3					—	—	То же в %
»	—	20.VII	17		11,7		29,5		5,8	11,7	5,8								35,5	—	
Лес	13.VII	19.VII	43			4,6		9,3		18,6	2,3				9,3	23,2	9,3		18,6	4,6	
Выгон	13.VII	20.VII	23		4,3		17,3		29,0	52,0	73,7		95,4	99,7					—	—	Ход метаморфоза в процентах к общему числу нимф
»	—	20.VII	17		11,7		41,2		47,0	58,7			64,5						35,5	—	
Лес	13 VII	19.VII	43			4,6		13,9		32,5		32,5	34,8	34,8	44,1	67,3	76,6		18,5	4,9	

Таблица 12

Насосавшиеся нимфы: место закладки	дата снятия с зверька	дата закладки	количество заложенных	Превращение нимф в imagines II серия: Июль 25	28	30	31	Август 3	5	7	10	12	14	16	20	22	Всего	Погибло	Исчезло	Ход метаморфоза
Выгон	21.VII	24.VII	30	—	0	1	—	6	10	2		6	3	1	1	4		11		Численность нимф, завершивших метаморфоз
Лес	21.VII	23.VII	30	0	0	—	0	0	0	0	0							15		
Выгон	21.VII	24.VII	30			3,3		20,0	33,3	6,6								36,8		То же в %
Лес	21.VII	23.VII										20,0	10,0	3,3	3,3	13,3		50		
Выгон	21.VII	24.VII	30			3,3		23,3	56,6	63,2								36,8		Ход метаморфоза в процентах к общему числу нимф
Лес	21.VII	23.VII	30									20,0	30,0	33,3	36,6	50,5		49,5		

Таблица 13

Насосавшиеся нимфы			Метаморфоз закончился	Средняя длительность метаморфоза в днях
дата снятия	дата закладки	место закладки		
21.VII	24.VII	Выгон	У 1 нимфы на 8—9-й день » 6 » » 10—13-й » » 10 » » 14—15-й » » 2 » » 16—17-й »	13,4(8—17)
21.VII	23.VII	Лес	У 6 » » 21—22-й » » 3 » » 23—24-й » » 1 » » 25—26-й » » 1 » » 27—28-й »	22,9(21—28)

Метаморфоз нимф первой серии протекал несколько иначе: на выгоне в среднем 15,7 дней (8—23), а в лесу 20,6 дней (9—30). Необходимо учесть при этом, что нимфы этой серии были сняты с зверьков 13.VII, а заложены 19.VIII в лесу и 20.VIII на выгоне, т. е. 6—7 дней они пробыли в лаборатории, в сухих пробирках, в условиях, приближающихся к обстановке выгона. Это обстоятельство, вероятно, предопределило в дальнейшем более ускоренное завершение метаморфоза у ряда нимф, заложенных затем в лесу.

Выводы

1. Длительность жизни насосавшихся самок Dermacentor silvarum после снятия с хозяев, продолжительность откладки и докладки яиц, развития их и массового выхода личинок оказались почти вдвое короче, а количество отложенных яиц больше на выгоне, чем в овражном лесу.

2. Меньшая продолжительность жизни клещей на выгоне есть прежде всего следствие более быстрого и энергичного завершения процесса откладки яиц, после чего наступает естественная смерть; высокая температура и чрезвычайная сухость окружающей среды на выгоне, по нашим наблюдениям, только немного ускорили наступление смерти клещей после окончания откладки яиц вследствие усыхания.

3. Стойкость ненасосавшихся личинок оказалась сходной в обеих стациях, но есть все основания считать, что на выгоне она меньше, чем в лесу; в открытых стациях личинки довольно быстро гибнут от высыхания, если во-время не попадают на промежуточного хозяина или не находятся в достаточно прохладных убежищах.

4. Стойкость ненасосавшихся нимф на выгоне была вдвое меньше, чем в лесу.

5. Метаморфоз личинок протекал несколько быстрее, а метаморфоз нимф вдвое скорее и охватил большее количество особей на выгоне, чем в лесу.

6. Важнейшим фактором, определившим в 1936 г. более ускоренное течение почти всех процессов в развитии клещей на выгоне, является высокая температура на поверхности почвы и самой почвы, превышавшая температуру в лесу на 15—10° в июне—июле 1936 г.; тот же самый фактор снизил на выгоне стойкость ненасосавшихся личинок и нимф.

7. Клещи Dermacentor silvarum хорошо приспособлены к обитанию в степной полупустынной зоне Юго-Востока, весь их жизненный цикл может свободно завершаться не только в закрытых (лес,

кустарники), но и на открытых стациях, высокая температура и сухость окружающей среды не препятствуют нормальному развитию яиц и метаморфозу личинок и нимф; сохранение в природе какой-то части в общем «малостойких» голодных личинок и нимф обеспечивается достаточной выживаемостью их. Своевременное попадание молодых стадий метаморфоза на промежуточных хозяев (грызунов) достигается в большой степени благодаря суточной и сезонной подвижности мелких млекопитающих, «собирающих» паразитов. Степные грызуны (суслики, особенно мышеводные и другие виды, а также лесные Micromammalia) являются благоприятной средой обитания и питательной средой и для личиночно-нимфальных стадий клеща.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алфеев Н. И. (1935), Вредители с.-х. животных, Академия наук СССР и Тезисы доклада. Бюлл. VII Всесоюзного съезда по защите растений, № 9, 1932.— 2. Бейнорович С. К. (1907), Арх. ветерин. наук.—3. Белицер А. В. и Марциновский Е. И. (1908), Архив ветерин. наук, кн. 2 и 3.—4. Белицер А. В. (1927), Рус. жур. «Тропич. медицины», № 1.—5. Белицер А. В. (1927), Вест. сов. ветер., № 3.—6. Белицер А. В. (1929), Рус. жур. «Тропич. медицины» № 4.—7. Белицер А. В. (1930), Вест. совр. ветеринарии, № 2.—8. Галузо И. Г. (1935), Вредители с.-х. животных и борьба с ними, Ак. наук СССР.—9. Knuth und du Toit (1921), Handbuch der Tropenkrankheiten der Haustiere, Leipzig.—10. Курчатов и Калмыков Е. С. (1935), Обзор распространения и размножения вредителей с.-х. животных в СССР, изд. Усу, Труды Всесоюзн. ин-та экспер. ветеринарии, т. XI.—11. Nuttall G. H. F. (1915), Parasitology, 7, № 4.—12. Оленев Н. О. (1928), Практическая ветеринария, № 6.—13. Орлов Е. И., Лонзингер Г. К., Окроквер-цхова Л. А. и Кайзер Г. А. (1935), Тр. экспедиции 1934 г. по изучению пироплазмоза лошадей, ГИЗ, Саратов.—14. Орлов Е. И., Лонзингер Г. К. и Окроквер-цхова Л. А. (1935), Сравнительные исследования зараженности диких млекопитающих личиночно-нимфальными стадиями клещей Dermacentor silvarum в двух районах Саратовской области (рукопись).—15. Павловский Е. Н., Благовещенский Д. Н., Алфеев Н. И. (1935), Сев. Казахстан, Вред. с.-х. животных, Ак. наук. СССР.—16. Попов В. (1928), Защ. раст. от вред., т. V, № 1.—17. Фридерикс К. (1932), Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии, А. М., Гиз.—18. Хорошев (1930), Матер. Сред.-Азиат. съезда по протозойным и инвазионным болезням домашних животных.—19. Якимов В. Л. (1909), Архив ветеринарных наук, кн. 7.

ON THE DEVELOPMENT AND SURVIVAL OF TICKS DERMACENTOR SILVARUM UNDER VARIOUS NATURAL CONDITIONS

by *E. I. Orlov* and *G. K. Lonziger*

For a deeper understanding of particularities of parasitic ticks Dermacentor silvarum, infecting different mammals, it became necessary to carry out a comparative study of the development and resistance of those ticks in diverse habitats and, in particular, over a definite territory and at definite intervals of time.

The results of preliminary investigations, described in the present work, were obtained simultaneously in two habitats, namely: in the woods and on a steppe plot, the latter being greatly modified by a permanent cattle pasturing (in the vicinity of the village Salakhovo, Ekaterininsky region of the Saratov district). Blood engorged females of Dermacentor silvarum, their egg batches, unfed and engorged stages of metamorphosis (larvae and nymphs) were placed into small cages, the walls of which were made of dense mill net. During the whole period of observations, from May 15th till August 20th of 1936, the above cages remained in small cavities of the ground, corresponding to natural habitats of engorged females, egg batches and stages of metamorphosis. Special experiments showed the difference between microclimatic conditions within the cages

and their environment to be negligible as compared to existing in micro-ecological conditions of the habitats themselves (the woods and steppe plot), which shows that no essential distortions in the course of development and in the state of animals studied were introduced by their being kept in cages.

Conclusions

1. The life-period of engorged females of Dermacentor silvarum after their removal from the host, the duration of laying and additional laying of eggs, the latter development and mass larva emergency proved to be on the steppe plot nearly twice as short; and the number of eggs laid larger than in the woods growing in ravines.

2. A shorter life duration of ticks, inhabiting the steppe plot, is first of all due to a more rapid and energetic completion of the egg-laying process, which is followed by a natural death; high temperature and excessive dryness of the surrounding medium on the steppe plot, as our observations showed, have but a little accelerated the dying of ticks on the completion of egg laying as a result of desiccation.

3. The resistance of engorged femals was found to be similar in both habitats, but there are all reasons to believe that it was lower on the steppe plot than in the woods. In open habitats larvae are seen to perish rather soon due to desiccation, unless they get in time onto an intermediate host or remain in a sufficiently cool retreats.

4. The resistance of unfed nymphs on the steppe plot was twice as low as that in the woods.

5. The metamorphosis of larvae proceeded somewhat more rapidly on the steppe plot than in the woods, while that of nymphs took place twice as rapidly, arising at the same time in a larger number of individuals.

6. The high temperature on the surface of the soil and in the soil itself exceeding that of the woods by 10—15° in June and July of 1936, proved to be the most important factor which in the same year determined a more accelerated course of almost all processes in the development of ticks on the steppe plot, where same factor reduced the resistance of unfed larvae and nymphs.

7. The ticks Dermacentor silvarum are well adopted to inhabiting the steppe semi-desert zone of the south—east and their whole life-cycle may be completed not only in closed habitats (woods, brushwood), but even in open ones, for high temperatures and dryness of the surrounding medium do not prevent a normal development of eggs as well as the metamorphosis of larvae and nymphs to take place. The possibility for young stages of metamorphosis to get in time onto intermediate hosts-rodents is reached to a great extent owing to daily and seasonal migrations of small rodents which accumulate parasites. Steppe rodents (ground squirrels, mouse-like and other species) and forest small mammals as well, seem to offer favourable dwelling and nutritive media for larvo-nymphal stages of the tick.

(+) unfed larvae

О ПЕЛЯДИ (COREGONUS PELED GMELIN) ИЗ ОЗЕР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

В. К. Есипов

Из Всесоюзного Арктического ин-та и Полярного ин-та рыбного хозяйства и океанографии

Летом 1933 г. Всесоюзным арктическим институтом по договору с Севгосземтрестом (Архангельск) была организована научно-промысловая экспедиция для обследования территории Нарьян-Марского оленесовхоза, расположенного в Большеземельской и Малоземельской тундрах. В эту экспедицию входил специальный ихтиологический отряд.

Собранный ихтиологическим отрядом материал по систематике и биологии (кроме питания) озерных рыб был обработан автором настоящей работы при технической помощи Г. Г. Галкина.

Результаты обработки всего материала будут опубликованы позже, здесь же мы остановимся только на пеляди, представляющей наибольший практический интерес в рыбном хозяйстве Большеземельской тундры.

Ихтиологическим отрядом было обследовано 12 озер, 11 из которых расположено в Большеземельской тундре и 1 — в Малоземельской тундре. Обследованные озера лежат вблизи друг от друга: расстояние между крайними из них составляет не более 30 км. Все озера, кроме одного, в той или иной степени связаны друг с другом и с рекой Куей посредством системы «висок» и ручьев. Сама же река Куя впадает в реку Печору километров на 20 ниже Нарьян-Мара. Таким образом, обследованные озера входят в систему реки Печоры и имеют с ней более или менее постоянную связь. Только лишь одно из озер (Савук), лежащее на правом берегу реки Куи, ниже впадения в нее реки Дикой на 5 км, является совершенно замкнутым. Никаких рыб в этом озере не было обнаружено. Пелядь оказалась в 11 обследованных озерах, в том числе в 10, расположенных в Большеземельской тундре (Просундуй, Малое, Солдатское, Глубокое, Язевец, Сухое, Ловчий, Пахандуй, Сухой Пахандуй, Рычкево и Каменка) и в одном (озеро Матервисочное), лежащем на левом берегу Печоры в восточной части Малоземельской тундры, в 75 км от Нарьян-Мара вверх по Печоре.

Заметим здесь, кстати, что озера бассейна реки Печоры до настоящего времени еще очень мало исследованы, причем это в особенности относится к Большеземельской тундре. Некоторые, да и то отрывочные, данные имеются по гидробиологии и рыбам лишь озера Большого Юшинского и Дашуткиных озер, лежащих в центре Большеземельской тундры (см. Справочник по водным ресурсам СССР, т. II, Северный край, Л., 1934 стр. 404).

Пелядь в озерах Большеземельской тундры, наряду с щукой, ершом и окунем, является наиболее распространенной рыбой. Не может быть сомнения, что из всех рыб, населяющих озера тундровой полосы СССР, пелядь по своим пищевым качествам является одной из наиболее ценных рыб. Впервые рыбохозяйственная оценка этой рыбы была сделана П. А. Дрягиным, отметившим следующие качества пеляди: высокая пищевая ценность, удовлетворительные

с промышленной точки зрения размеры (вес до 1 кг), сравнительно раннее наступление половозрелости (на пятом году жизни), хороший темп роста при благоприятных условиях существования, относительная неприхотливость и способность населять не только крупные и глубокие озера, но и озера небольшие и мелководные [1]. Всеми этими особенностями пелядь резко выделяется из группы сиговых нашего севера и в будущем может сыграть крупную роль в рыбоводстве, тем более что список рыб, которых можно рекомендовать в настоящее время для посадки в северные озера, весьма ограничен. Было бы крайне желательно, чтобы наши рыбоводы возможно скорее обратили самое серьезное внимание на пелядь.

Принимая во внимание сказанное выше, мы и решили опубликовать имеющиеся у нас данные по пеляди Большеземельской тундры, тем более что как систематика, так и биология этой рыбы до сих пор остаются еще весьма мало исследованными.

Как будет видно ниже, нам удалось по темпу роста выделить три группы пелядей, обладающих, как мы условно назвали, «нормальным», «замедленным» и «скорым» темпом роста или, иными словами, «нормально растущую», «медленно растущую» и «быстро растущую». Являлось крайне заманчивым выяснить, существуют ли какие-либо морфологические различия между названными выше группами большеземельских пелядей, но так как картина роста и его темпа была выяснена только лишь после лабораторной обработки всего материала по пеляди в Ленинграде, нам поневоле пришлось удовольствоваться для морфологического изучения пеляди лишь теми материалами, которые были собраны в экспедиции. К сожалению, среди зафиксированных на месте в формалине рыб оказались представители только двух групп: медленно растущей и нормально растущей. Вследствие этого мы могли провести морфологическое сравнение в отношении только этих двух групп.

Для биометрического изучения было использовано 93 пеляди с нормальным темпом роста из озер Просундуя, Малого и Солдатского длиной от 12 до 42 см (длина по Смитту от 10 до 38 см), в том числе 50 самцов и 24 самки (у остальных пол не был определен), и 87 пелядей с замедленным темпом роста из озер Просундуя и Рычкево длиной от 16 до 29 см (длина по Смитту от 15 до 26 см), в том числе 42 самца и 34 самки (у остальных пол не был определен).

Половых различий по нашим материалам не было обнаружено как в отношении признаков меристических, так и пластических. Группы пелядей с нормальным и замедленным ростом не отличаются друг от друга по меристическим признакам, поэтому мы даем описание этих признаков, пользуясь пелядью с нормальным ростом.

Меристические признаки пеляди (*Coregonus peled*) из озер Большеземельской тундры.

Позвонков (без уростиля) (55, 56) 57—59 (60, 61), в среднем $58{,}16 \pm 0{,}14$ ($n = 82$).

Продольных рядов чешуй в lin. lat. 76—96, в среднем $85{,}16 \pm 0{,}43$.

Жаберных лучей 8—10, в среднем $8{,}8 \pm 0{,}05$.

Жаберных тычинок на первой жаберной дуге с левой стороны 49—62, в среднем $56{,}7 \pm 0{,}30$.

Число лучей в D (II) III—IV (V) (8) 9—10, в среднем $3{,}68 \pm 0{,}05$ и $9{,}18 \pm 0{,}05$.

Число лучей в A (II) III—IV (11) 12—14 (15), в среднем $3{,}39 \pm$ $\pm 0{,}05$ и $13{,}06 \pm 0{,}07$.

[1] П. А. Дрягин, Рыбные ресурсы Якутии, Л., Акад. наук СССР, стр. 51—52, 1933.

Число лучей в P I (13) 14—16, в среднем вместе с неразветвленным 15,69±0,06.

Число лучей в V I 10—12, в среднем (вместе с неразветвленным) 11,0±0,04.

Что же касается признаков пластических, то по некоторым из них имеются различия между пелядью с нормальным ростом и пелядью медленно растущей. Медленно растущая форма пеляди имеет более низкое тело, чем пелядь с нормальным темпом роста, как это видно из следующих данных.

Наибольшая высота тела в процентах длины по Смитту

1. Нормально растущая — от 23 до 30%, в среднем 26,3±0,22 (n=59).
2. Медленно растущая — от 21 до 29%, в среднем 24,74±0,26 (n=30).

$$M_1 - M_2 : \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = 1{,}56 : 0{,}34, \text{ т. е. } 4{,}6 : 1.$$

Аналогичное явление замечено, между прочим, и в отношении ленской пеляди: мелкая озерная форма — медленно растущая — имеет относительно низкое тело[1].

Наименьшая высота тела в процентах длины по Смитту у нормально растущей пеляди колеблется от 6 до 10% (в среднем 8,53±0,07), а у медленно растущей — от 7 до 9% (в среднем 8,18±0,1).

Медленно растущая пелядь в озерах Большеземельской тундры отличается от нормально растущей длинноголовой, как это видно из следующих данных.

Длина головы в процентах длины Смитта

1. Нормально растущая — от 16 до 24%, в среднем 19,62±0,15[2].
2. Медленно растущая — от 18 до 22%, в среднем 20,43±0,14.

$$M_1 - M_2 : \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = 0{,}81 : 0{,}22, \text{ т. е. } 3{,}7 : 1.$$

Туловище у медленно растущей формы более короткое, чем у формы с нормальным ростом, как об этом можно судить по хвостовому стеблю, длина которого у первой составляет в среднем 12,66±24% длины по Смитту, а у второй 13,7±0,16%.

$$M_1 - M_2 : \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = 1{,}04 : 0{,}28, \text{ т. е. } 3{,}7 : 1.$$

Из признаков, обыкновенно выражаемых в процентах длины головы, наши формы более всего отличаются друг от друга высотой головы и величиной глаза и заглазничного пространства и шириной лба. Медленно растущая форма является большеглазой, величина же заглазия и ширина лба у нее меньше, чем у формы с нормальным ростом.

---

[1] Л. С. Берг, Рыбы пресных вод СССР, ч. 1, Л., стр. 217, 1932.

[2] У нормально растущей пеляди на длину головы 18—20% длины по Смитту приходится 61,3% всех исследованных особей, а у медленно растущей 77,7% особей имеют длину головы в 20 — 22% длины тела.

В % длины головы	Нормально растущая	Медленно растущая	$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
Высота головы	80,32±0,83	76,44±0,7	4,5 : 1
Горизонтальный диаметр глаза	22,16±0,27	24,16±0,39	4,3 : 1
Заглазничное пространство	57,46±0,31	54,96±0,35	5,3 : 1
Ширина лба	31,64±0,31	29,36±0,33	5,1 : 1

В отдельной таблице приведены индексы для обеих форм пеляди (табл. 1).

Перейдем теперь к тем данным по биологии пеляди из озер Большеземельской тундры, которые имеются в нашем распоряжении. Как было уже сказано выше, в озерах Большеземельской и Малоземельской тундр встречается три группы пеляди, резко отличающиеся друг от друга по темпу роста. В табл. 2 приводятся средние размеры и вес для каждой из наших групп.

Из приведенных выше данных видно, что различие в темпе роста между пелядью отдельных намеченных нами групп весьма значительно. Так, в возрасте 2+ пелядь с нормальным ростом достигает длины в среднем 16,1 см и веса 51 г, а пелядь с замедленным ростом в том же возрасте имеет длину в среднем всего только 14,7 см и вес 40 г. Но особенно различен рост пеляди третьей группы— быстро растущей — в возрасте 2+ она вырастает в длину до 28,8—29,2 см и достигает веса в 402—434 г, т. е. весовой прирост ее в течение первых двух лет жизни в 8—10 раз больше чем прирост пеляди первых двух групп.

Из приведенных в таблице данных мы видим, что пелядь с нормальным и замедленным ростом может встречаться одновременно в одном и том же озере (например, в озере Просундуй).

Как известно по аналогии с другими районами, наиболее буйным темпом роста обладает речная пелядь, поднимающаяся из рек в озера для нагула и нереста. Пелядь из озер Ловчий Пахандуй и Матервисочное мы и относим к речной пеляди. Из описания этих озер, сделанного Бурмакиным (in lit), видно, что озеро Матервисочное расположено в пойме реки Печоры всего в 25 км от главного ее русла. Озеро Ловчий Пахандуй связано с рекой, впадающей в Печору. Как увидим ниже, ни в одном из районов, по которым имеются данные о росте пеляди, такого буйного роста, как в озерах Матервисочном и Ловчем Пахандуе, не наблюдается.

Речная пелядь заходит в озера Ловчий Пахандуй и Матервисочное для нагула и нереста. В этих озерах была найдена молодь пеляди (сеголетки), по темпу своего роста, определенного по чешуе, очень близко стоящая к взрослым особям.

Другой характерной особенностью нашей быстро растущей пеляди является весьма раннее наступление половозрелости—на третьем году жизни[1]. У добытых в конце августа 1933 г. в озере Ловчем Пахандуе самцов-двухлеток (2+) пеляди половые продукты были в III стадии половозрелости, а у самок в том же возрасте—во II и III. Крупная, хорошо развитая икра заставляет предположить, что нерест пеляди должен был произойти в том же году, следовательно, на третьем году жизни.

[1] Интересно отметить, что столь же раннее наступление половозрелости (на третьем году) отмечается и для пеляди из озера Ендырь в бассейне реки Конды. Эта пелядь растет довольно скоро, достигая на втором году средней длины тела 23,3 см. Таким образом, раннее наступление половозрелости у пеляди связано с ускоренным темпом роста. Пелядь из озера Ендырь—речная, входящая в него из реки Конды. Об этой пеляди см. А. И. Букирев, Известия Пермского государственного университета, 1935.

Наконец, быстро растущая пелядь отличается чрезвычайно высокой плодовитостью: у самки в возрасте 2 + длиной (по Смитту) 27,1 см и весом 345 г оказалось около 28 000 икринок, в то время как у нормально растущей пеляди из озера Просундуя в возрасте 6 + насчитывается в среднем только 23 000 икринок (см. подробнее об этом ниже).

Пелядь с замедленным темпом роста мы рассматриваем как чисто озерную форму, всю свою жизнь проводящую в озерах. Она населяет преимущественно почти совершенно замкнутые озера вроде озера Рычкево и лишь в небольшом количестве встречается в более или менее проточных озерах, как Просундуй и Солдатское; весьма вероятно, что эта пелядь остается на всю жизнь в одном и том же озере, не совершая никаких миграций.

В пользу предположения о том, что пелядь с замедленным ростом есть форма озерная, свидетельствуют, между прочим, результаты исследования ее питания, произведенного Е. В. Бурмакиным (in lit.). Как оказалось, пелядь с замедленным ростом в озерах Рычкево и Просундуй питается, наряду со свойственными пеляди вообще планктонно-пелагическими организмами, также и представителями донной и береговой фауны (например, Chironomidae, Pisidium sp., Ostracoda и др.). По словам Бурмакина, эта совершенно не свойственная пеляди пища встречалась исключительно в желудках пеляди, отнесенной нами к группе медленно растущей. Нам кажется, что в данном случае не лишено вероятия предположение, высказанное по этому поводу Бурмакиным, а именно: «Пелядь с угнетенным ростом, будучи рыбой туводной, во время зимовки в озере испытывает недостаток в планктонной пище и вследствие этого бывает вынуждена питаться не свойственным ей кормом в виде личинок насекомых, моллюсков и т. п. Летом же, в момент обилия планктона она переходит на питание им, но попутно все же заглатывает по привычке и обитателей дна, и береговых зарослей. Высказанное нами предположение об оскудении зоопланктона в этих озерах зимой не лишено вероятия, так как именно эти два озера (Рычкево и Просундуй) заключают в себе зоопланктон почти целиком кладоцеровый, как известно, сильно редеющий зимой в противоположность копеподному планктону».

Пелядь, относящаяся к группе с нормальным ростом, повидимому, совершает небольшие миграции из одних озер в другие, уходя на зимовку в более глубокие. Это тем более вероятно, что некоторые из озер, в которых обитает эта пелядь, промерзают зимой до дна.

Помимо темпа роста, нормально растущая пелядь отличается от пеляди с замедленным ростом также, судя по имеющимся у нас, правда, чрезвычайно неполным данным, временем наступления половозрелости и периодом нереста. У нормально растущей пеляди в Большеземельской тундре половозрелость наступает несколько ранее, чем у пеляди с замедленным ростом, а именно—у первой на четвертом году, а у второй в большинстве случаев на пятом-шестом году. Нерест у первой, судя по данным, относящимся к озеру Малому, происходит в конце сентября и в октябре, а у второй (в озере Рычкево)—в декабре. Таким образом, по времени наступления половозрелости у пеляди получаем такой ряд.

1. Быстро растущая—раннее наступление половозрелости (на третьем году жизни).

2. Нормально растущая (или средне растущая) — более позднее наступление половозрелости (на четвертом году).

3. Медленно растущая—наиболее позднее наступление половозрелости (на пятом—шестом году).

Таблица 1. Сводная таблица систематических признаков пеляди (Coregonus peled) из озер Большеземельской тундры

Название признаков	Нормально растущая					Медленно растущая					$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
	от—до	наичаще	M ± m	σ	n	от—до	наичаще	M ± m	σ	n	
Вся длина в см	12—42	18—30	24,12±0,63	5,56	77	16—29	18—26	22,88±0,31	2,88	84	—
Длина по Смитту в см	11—38	14—26	20,88±0,54	5,20	93	15—26	14—22	19,08±0,29	2,68	87	—
Позвонков	55—61	57—59	58,16±0,14	0,97	82	—	—	—	—	—	—
Жаберных тычинок	49—62	56—58	56,70±0,30	2,78	84	50—60	54—60	56,58±0,23	2.00	77	—
Жаберных лучей	8—10	8—9	8,80±0,05	0,49	91	8—10	8—9	8.85±0,05	0,36	86	—
Чешуй в lin. lat.	76—96	84—88	85,16±0,43	3,92	83	76—92	82—88	84,28±0,47	3,04	78	—
Лучей в D неразветвленных	II—V	III—IV	3,68±0,05	0,51	93	III—IV	III—IV	3,71±0,06	0,46	86	—
» » D разветвленных	8—10	9—10	9,18±0,05	0,50	93	8—10	9—10	9,16±0,06	0,55	86	—
» » A неразветвленных	II—IV	III—IV	3,39±0,05	0,51	93	III—IV	III—IV	3,45±0,05	0,50	87	—
» » A разветвленных	11—15	12—14	13,06±0,07	0,65	93	12—14	13	12,98±0,05	0,36	87	—
» » P неразветвленных	I 13—16	14—15	15,69±0,06	0,62	93	I 13—17	14—15	15,64±0,07	0,75	86	—
» » V разветвленных	I 10—12	11	11,00±0,04	0,34	93	I 10—12	11	11,99±0,04	0,33	87	—
В % длины по Смитту											
Длина тела без C	91—97	93—95	93,77±0,14	1,02	55	—	—	—	—	—	—
» головы	16—24	18—21	19,62±0,15	1,16	59	18—22	20—21	20,43±0,14	0,72	27	4,5
Наибольшая высота тела	23—30	25—27	26,30±0,22	1,69	59	21—29	23—27	24,74±0,26	1,42	30	4,7
Наименьшая » »	6—10	8—9	8,53±0,07	0,52	59	7—9	8—9	8,18±0,10	0,55	28	3,5
Антедорзальное расстояние	40—46	41—44	42,82±0,18	1,38	59	41—45	43—44	43,98±0,17	0,89	29	7,3
	36—47	40—43	41,15±0,24	1,79	57	37—45	39—41	40,20±0,28	1,52	29	2,5

Антевентральное »	40—47	43—46	44,57±0,15	1,14	58	43—50	43—47	45,14±0,28	1,54	30	1,8
Антеанальное »	63—73	67—70	68,29±0,23	1,72	56	65—71	67—69	68,08±0,20	1,10	29	0,7
Длина D	9—14	11—13	11,77±0,12	0,78	59	10—13	11—12	11,50±0,13	0,73	30	1,6
Высота D	13—23	18—21	18,86±0,21	1,63	58	17—23	19—22	19,97±0,24	1,33	30	3,5
Длина A	11—17	13—16	14,57±0,14	1,07	58	12—15	13—14	13,76±0,12	0,60	23	4,8
Высота A	9—17	10—13	12,00±0,16	1,19	56	10—14	11—13	11,97±0,15	0,80	30	0,1
Длина P	13—18	14—17	15,38±0,10	0,77	59	14—18	15—16	15,43±0,14	0,74	29	0,3
» V	14—20	16—18	16,74±0,12	0,89	59	15—19	16—18	16,81±0,13	0,70	29	0,4
» хвостового стебля	9—17	12—15	13,70±0,16	1,25	58	9—17	11—15	12,66±0,24	1,30	30	3,7
V—A	21—29	24—28	25,82±0,21	1,58	59	24—30	24—26	25,54±0,19	1,02	30	1,0
P—V	20—29	24—27	25,30±0,20	1,54	59	22—30	24—26	24,94±0,29	1,51	29	1,0
В % длины головы											
Длина рыла	17—29	19—23	21,58±0,23	1,84	62	19—24	20—23	21,54±0,19	1,02	28	0,1
Диаметр глаза горизонтальный	18—28	20—26	22,16±0,27	1,98	59	21—29	21—25	24,16±0,39	2,00	26	4,2
Длина заглазия	49—63	53—61	57,46±0,31	2,38	59	51—59	55—57	54,96±0,35	1,82	27	5,3
» верхней челюсти	23—32	26—29	27,40±0,20	1,57	60	25—31	27—31	28,54±0,28	1,42	26	3,2
» нижней »	40—57	44—50	47,74±0,31	2,42	59	45—53	47—51	48,78±0,29	1,54	28	2,4
Высота головы у затылка	66—102	74—86	80,32±0,83	6,36	59	66—82	74—82	76,44±0,70	3,56	26	3,6
» через середину глаза	47—61	52—56	53,96±0,39	3,06	60	49—57	51—53	52,36±0,39	2,04	27	3,0
Ширина лба	24—38	29—33	31,64±0,31	2,38	60	24—34	28—32	29,36±0,33	1,72	27	5,1

Таблица 2. Длина и вес пеляди Большеземельской тундры по типам роста и возрастным категориям

Тип роста	Название озера	Число исследованных особей	Средняя длина по Смиту в см	Средний вес в г	Возрастные категории: верхняя цифра—средняя длина, нижняя цифра—средний вес						
					1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Нормальный	Просундуй	22	20,4	140	—	15,5/50	18,8/92	22,4/167	23,3/207	28,3/327	—
	Солдатское	14	22,5	190	—	15,4/50	—	—	—	—	—
	Малое	54	19,9	139	11,4/21	16,2/54	18,7/90	21,7/134	25,4/236	28,5/353	31,4/495
	Среднее	—	20,6	143,5	11,4/21	16,1/51	18,7/91	22,5/150,5	24,8/217	28,4/344	31,4/495
Замедленный	Рычкево	74	17,8	76,5	—	14,7/40	16,3/52	19,2/98	21,1/134	25,4/221	—
	Просундуй	42	20,3	118	—	—	16,4/62	18,4/80	20,5/124	22,8/208	—
	Среднее	—	18,7	92,5	—	14,7/40	16,3/53	18,8/89	20,7/126	23,6/212	—
Быстрый	Ловчий Пахандуй	16	27,5	411,5	—	28,8/434	—	—	—	—	—
	Матервисочное	1	29,2	402	—	29,2/402	—	—	—	—	—

Остановимся теперь на плодовитости пеляди из озер Большеземельской тундры. Нами было просчитано количество икринок у 37 самок различного возраста из шести озер.

Индивидуальная плодовитость у пеляди колеблется, по нашим данным, в пределах от 3 000 (2 746) до 28 000 икринок. Как исключение, у одной самки из озера Язевец оказалось 53 980 икринок (возраст ее, к сожалению, не был определен). Плодовитость колеблется, во-первых, в зависимости от озера, из которого происходит самка, и, во-вторых, от темпа роста. Колебания в зависимости от места происхождения самки могут быть довольно значительны, доходя в отдельных случаях до 12 000 икринок (у рыб одного и того же возраста). Как правило, рыбы в одном и том же возрасте имеют большую индивидуальную плодовитость при более скором темпе роста и наоборот. Вследствие этого по среднему количеству икринок у самки на первом месте стоит группа быстро растущей пеляди, а на последнем—группа с замедленным темпом роста (табл. 3).

При взгляде на приведенную выше таблицу легко понять, что различие по индивидуальной плодовитости в зависимости от темпа роста объясняется тем общим правилом, по которому число икринок у рыб находится в прямой пропорциональной зависимости от длины и веса рыбы. Особи с более скорым темпом роста, естественно, имеют бо́льшую длину и больший вес в возрасте, скажем, пяти лет, чем в том же возрасте особи с замедленным ростом. Отсюда

Таблица 3. Индивидуальная плодовитость у пеляди Большеземельской тундры в зависимости от темпа роста

Озеро Рычкево

Нормально растущая

	3+	5+	6+
Средняя длина по Смитту (см)	16,6	—	—
Средний вес (г)	63	121	216
Средний вес ястыков	3,12	4,75	5,46
Число икринок (среднее)	4 860	5 710	11 041
n	1	5	4

Озеро Просундуй

Нормально растущая

	3+	5+	6+
Средняя длина по Смитту (см)	19,0	22,2	29,6
Средний вес (г)	101	155	333
Средний вес ястыков	1,31	3,76	14,64
Число икринок (среднее)	4 581	8 795	23 087
n	1	4	1

Медленно растущая

	4+	5+	6+
Средняя длина по Смитту (см)	17,2	21,7	22,2
Средний вес (г)	74	123	164
Средний вес ястыков	0,85	3,11	4,0
Число икринок (среднее)	3 247	7 832	13 606
n	1	8	4

Озеро Ловчий Пахандуй

Быстро растущая

	2+
Длина по Смитту (см)	27,1
Вес (г)	345
Вес ястыков	10,43
Число икринок	27 921
n	1

при сравнении рыб одного и того же возраста первые имеют более высокую индивидуальную плодовитость, чем вторые.

Что касается относительной плодовитости (т. е. числа икринок на 1 г веса рыбы), то последняя, повидимому, не зависит у пеляди ни от темпа роста, ни от возраста (или, иными словами, от длины

и веса рыбы). Для подтверждения этого предположения приводим следующие средние значения относительной плодовитости для двух озер.

Озеро Просундуй

Относительная плодовитость у рыб с «нормальным» ростом в возрасте (среднее): 5 лет—58 и 6 лет—79 икринок. То же у рыб с замедленным ростом (среднее): 5 лет—58 и 6 лет—82 икринки.

Озеро Рычкево

Относительная плодовитость у рыб с нормальным ростом в возрасте (среднее): 3 года—75, 5 лет—47 и 6 лет—59 икринок.

Скажем несколько слов о питании пеляди. По исследованиям Бурмакина, у пеляди из озер Большеземельской тундры довольно отчетливо выражается (как, между прочим, и у ряпушки) избирательная способность в питании, выражающаяся в поглощении наиболее крупных организмов, встречающихся в пелагиали. Пелядь с нормальным ростом питается исключительно пелагическим зоопланктоном (Bosmina, Chidorus и др.), а пелядь с замедленным ростом, как мы уже говорили выше, пожирает также и представителей донной и прибрежной фауны. Избирательной способности у этой пеляди не наблюдается.

Как мы видели выше, пелядь в озерах Большеземельской тундры распадается по темпу роста на несколько групп. Это различие в скорости роста наблюдается также и у пеляди в других районах. Так, П. Г. Борисов[1] высказывает предположение о существовании в бассейне реки Лены двух рас пеляди—речной с более скорым темпом роста и озерной—с замедленным. Это предположение подтверждается вычисленными им по чешуе размерами: в то время как речная пелядь к 6—7 годам жизни достигает длины в 38—40,6 см (по Смитту), озерная в том же возрасте имеет в длину только 20,9—21,6 см. К сожалению, материал, бывший в руках Борисова, очень невелик—всего 7 экземпляров. П. А. Дрягин[2] в бассейне реки Колымы различает три экологических формы пеляди: речная пелядь (m. elongata), озерная типичная и озерная карликовая (m. nana), отличающихся друг от друга темпом роста, средними размерами и временем нереста. Таким образом, мы должны притти к заключению, что пелядь является организмом, легко приспособляющимся к различным экологическим условиям, а поэтому дающим многочисленные отклонения, которые в систематическом отношении могут рассматриваться как morphae (по Л. С. Бергу, 1932).

В настоящее время различные формы пеляди изучены весьма неудовлетворительно и мы знаем с уверенностью только о том, что озерная пелядь растет медленнее речной, а поэтому длина и вес ее меньше, чем речной.

Л. С. Берг[3] указывает, что речные пеляди имеют более высокое тело, чем озерные: у енисейских речных высота тела в процентах длины тела составляет 25—31, а у ленских озерных—22,3—25,3, в среднем 23,9%, но у колымских речных, по Дрягину, тело более низкое, чем у озерных (среднее для первых 25,5%, для вторых 26,4%). Колымская речная пелядь отличается от озерной также высотой спинного и анального плавников, длиной грудного и брюшного и расстоянием P—V. В общем все эти индексы (в процентах длины тела), кроме последнего, в среднем несколько выше у речной

---

[1] П. Г. Борисов, Рыбы реки Лены, Л., Акад. наук, 1928.
[2] П. А. Дрягин, Рыбные ресурсы Якутии, Л., Акад. наук, 1933.
[3] Л. С. Берг, Рыбы пресных вод СССР, ч. I, Л., 1932.

морфы. Интересно отметить, что карликовая озерная пелядь (m. nana) занимает промежуточное положение между обычной озерной и речной, приближаясь по своим индексам к речной. К сожалению, мы не имели возможности подвергнуть биометрическому исследованию речную (быстро растущую) пелядь бассейна реки Печоры по причинам, указанным выше, вследствие чего лишены возможности сравнить ее с речными морфами других бассейнов. Что же касается установленных нами морф: нормально растущей и медленно растущей, то по некоторым пластическим признакам они отличаются друг от друга, как мы говорили выше. Эти морфы различны и по некоторым своим биологическим свойствам. Так как подобное явление — наличие различных морф пеляди—свойственно, повидимому, всем районам, где она обитает, и так как морфы ее еще очень слабо исследованы, мы пока воздерживаемся от таксономического обозначения установленных нами морф пеляди в бассейне реки Печоры. Весьма вероятно, что признаки (биологические и морфологические), на основании которых можно выделить отдельные морфы пеляди, при дальнейших исследованиях окажутся аналогичными для всех районов. Если же это верно, то не следует спешить с установлением новых названий для различных морф пеляди одного только района, чтобы не загромождать без нужды таксономику этого вида.

В заключение остановимся несколько на сравнении пеляди бассейна реки Печоры с другими районами. Подробный морфологический анализ имеется лишь по пеляди реки Лены (Н. Сыч-Аверинцева[1]). Пелядь реки Лены имеет в среднем больше позвонков, чем пелядь Печорского бассейна. Так, среднее количество позвонков (без уростиля) у первой 59,12±0,14, а у второй, как мы видели выше, только 58,16±0,14. Сравнение по числу чешуй в боковой линии и по числу жаберных тычинок пелядей из различных районов дает следующие результаты.

	Число чешуй в lin. lat.		Число жаберных тычинок	
Обь (Варпаховский, 1899, 10 экз.)	82—94, среднее	88,7	59—61, среднее	59,9
Енисей (Исаченко, 1912, 8 экз.)	84—95, »	89,7	58—68, »	60,6
Лена (Борисов, 1928, 7 экз.)	86—89, »	87,0	56—60, »	58,1
Озера Большеземельской тундры	76—96, »	84,3—85,2	49—62; »	56,6—56,7

Из приведенных выше данных видно, что число позвонков у пеляди, повидимому, увеличивается при следовании с запада на восток, т. е. из более теплых водоемов в более холодные. Этим подтверждается давно уже подмеченная тенденция к увеличению числа метамеров у рыб при переходе из более теплых областей в более холодные. То же самое, повидимому, имеет место и в отношении числа чешуй в lin. lat. и числа жаберных тычинок. Световидов[2] для сибирского проходного сига (Coregonus lavaretus pidshian) отмечает обратное явление: у него среднее число чешуй в боковой линии и число жаберных тычинок, наоборот, уменьшается при следовании с запада на восток (от Печоры до Лены).

Интересные результаты получаются при сравнении темпа роста нашей пеляди с пелядью из других районов (табл. 4).

Из приведенных данных видно, что наша морфа с ускоренным темпом роста является наиболее быстро растущей, наоборот, морфа с замедленным ростом имеет наиболее угнетенный рост. Пелядь

---

[1] Н. В. Сыч-Аверинцева, О меристических признаках некоторых представителей сем. Salmonidae реки Лены. Труды Якутского рыбохоз., ст. II., 1933.

[2] А. Световидов, О географической изменчивости пыжьяна (Coregonus lavaretus pidschian), Доклад. Акад. наук. СССР, т. IV, № 5—6, 1934.

Таблица 4. Сравнительные данные размеров пеляди (длина по Смитту в см) из различных районов

	Возраст								
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Озеро Ендырь (Букирев)	—	23,3	35,5	30,8	32,7	34,4	39,6	39,8	41,2
Река Иртыш (Букирев)	15,2	25,8	26,0	30,9	36,1	—	—	—	—
Озеро Сырковое (Прохорова)	12,7	16,5	—	22,9	—	25,8	—	—	—
Река Обь (Монастырский)	15,7	21,6	29,5	34,7	36,4	39,2	44,5	—	—
Озеро Чалыба (Дрягин)	—	—	28,6	33,6	36,6	—	—	—	—
Озеро Мугурдах (Дрягин)	—	—	—	23,8	25,4	29,4	28,7	—	—
Большеземельская тундра (медленно растущая)	—	14,7	16,3	18,8	20,7	23,6	—	—	—
То же (нормально растущая)	11,4	16,1	18,7	22,5	24,8	31,4	—	—	—
То же (быстро растущая)	—	28,9	—	—	—	—	—	—	—

с нормальным ростом приближается по своим размерам в различном возрасте к пеляди из озера Сыркового, расположенного в бассейне реки Оби.

Резюмируем вкратце полученные нами выводы на основании изучения пеляди озер Большеземельской тундры.

В озерах Большеземельской тундры (бассейн реки Печоры) встречаются три группы (morphae) пелядей, отличающихся друг от друга как морфологически (по пластическим признакам), так и биологически. Речная морфа, заходящая из реки в озера для нагула и нереста, обладает наиболее буйным темпом роста. Наоборот, озерная морфа, всю свою жизнь проводящая в одном и том же озере и, повидимому, не совершающая миграций, имеет наиболее угнетенный рост. Промежуточное положение по темпу роста занимает морфа, хотя также обитающая в озерах, но, повидимому, совершающая миграции из одного озера в другое (например, для зимовки), и возможно в какой-то степени связанная с рекой.

Наблюдается вполне определенная зависимость между темпом роста пеляди, с одной стороны, и временем наступления половозрелости, периодом нереста и индивидуальной плодовитостью—с другой. Наиболее раннее наступление половозрелости у пеляди с наиболее буйным ростом (на третьем году жизни), а наиболее позднее—у пеляди с наиболее угнетенным темпом роста (на пятом-шестом году). Время нереста запаздывает у пеляди с угнетенным ростом. Индивидуальная плодовитость прямо пропорциональна темпу роста, т. е. она наиболее высока у речной морфы. Отсюда мы видим, какое огромное влияние оказывает рост организма на всю его биологию.

ON COREGONUS PELED (GMELIN) FROM THE LAKES OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA

by V. K. Jessipov

Summary

The author gives a brief summary of his conclusions reached on the ground of a study of Coregonus peled from the lakes of the Bolshezemelskaya tundra.

In the lakes of the above named (basin of the river Petchora) three groups (morphae) of Coregonus peled are to be met with, which may be distinguished from one another both morphologically and biologically.

The river morpha, entering lakes from the river for intensive feeding and spawning, has the highest rate of growth. Conversely, the lake morpha, spending all its life in the same lake and, as it appears, without performing any migrations, shows the most depressed growth. According to the rate of growth, an intermediate position is occupied by the morpha, which though also inhabiting lakes, seems to migrate from one lake into another (e. g., for wintering) and is, possibly, to a certain extent connected with the river.

There is observed a quite definite correlation between the rates of growth of Coregonus peled, on one hand, and the time of the approach of sexual maturity, that of the spawning period and fertility — on the other. The earliest beginning of sexual maturity occurs among the Coregonus peled having the highest rate of growth (in the third year of life). and the latest among those with the most depressed rate (in the fifth or sixth year). The spawning season retards in the fish with depressed growth. The individual fertility runs parallel to the rate of growth, being the highest one in the river morpha. All the above stated is an example of the great influence which the growth of an organism exerts upon all the biological features of the latter.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

ВЫЖИВАЕМОСТЬ СПЕРМЫ ВОЛЖСКОЙ СЕЛЬДИ (CASPIALOSA VOLGENSIS) ПРИ РАЗНЫХ ВНЕШНИХ УСЛОВИЯХ

Н. С. Строганов

Из лаборатории гидробиологии и физико-химической биологии Научно-исследовательского института зоологии МГУ и лаборатории рыбоводства ВНИРО, Москва

ВВЕДЕНИЕ

Спермии представляют собой чрезвычайно диференцированные клетки, которые могут существовать вне родительского организма. Эти клетки обладают большой физиологической активностью, продолжительность которой у разных животных неодинакова и зависит от целого ряда условий внешней среды. На основании ряда исследований спермы у разных животных (Лилли, 16; Loeb, 15; Scheuring, 21; Steudel, 24; Godlewski, 10; Иванов, 13; Redenz, 20; Gelhorn, 8; Keller, 14 и ряд других) можно разделить сперму животных на две большие группы. К одной группе принадлежит сперма животных с наружным оплодотворением (например, большинство рыб и иглокожие и др.), а к другой группе принадлежит сперма животных с внутренним оплодотворением (немногие рыбы, млекопитающие и ряд других животных). Спермии второй группы сохраняют способность питаться после того, как оставляют родительский организм, т. е. спермии этой группы восполняют свой запас питательных веществ за счет питательного материала из окружающей среды (повидимому, главным образом глюкозы) и благодаря этому значительно удлиняют продолжительность жизни. Первая группа имеет иной характер. Судя по тому, что сперма попадает в среду (воду), лишенную питательного материала (кроме воды), то, надо полагать, весь энергетический обмен спермиев совершается за счет запасов, которыми снабдил их родительский организм. Из ряда работ, посвященных данному вопросу, видно, что спермии некоторых животных, например, млекопитающих, пребывают в активном состоянии в теле самки гораздо дольше, чем спермии водных животных, у которых существует наружное оплодотворение. Продолжительность активного состояния сперматозоидов у водных животных с наружным оплодотворением колеблется от нескольких секунд до нескольких часов, тогда как у животных с внутренним оплодотворением гораздо дольше. У млекопитающих, например, от нескольких дней до нескольких месяцев [у летучих мышей 6—8 месяцев (Hartman)].

Опыты по влиянию разных факторов среды на спермии показали, что эти клетки чрезвычайно чувствительны к разного рода действующим агентам среды.

В связи с большой диференциацией спермиев и ограниченным количеством питательного материала, а отсюда и их большой чувствительностью к разного рода внешним воздействиям возникает ряд вопросов, полнота ответа на которые будет характеризовать степень нашего знания о сущности оплодотворения у данного вида животных.

Какие условия наиболее благоприятны для активного состояния спермия? Какое влияние оказывают изменения внешней среды на

активность спермиев и на проникновение сперматозоида в яйцеклетку? Как велика продолжительность неактивного существования спермия и т. д. Все эти вопросы являются очень важными для рыбоводства, так как с ними рыбоводная практика сталкивается в повседневной работе. Ответить на эти вопросы относительно волжской сельди до настоящего времени было невозможно, так как сперма волжской сельди совсем не исследовалась, если не считать кратких и отчасти случайных указаний Арнольда (2), Бородина (4).

Исходя из вышеизложенного, мы предприняли исследования по выяснению действия разных факторов внешней среды на продолжительность активного состояния сперматозоидов и на сохраняемость неактивной спермы с целью дальнейшего использования полученных данных в практике искусственного сельдеразведения.

Методика

Мерилом жизнедеятельности спермы мы решили выбрать продолжительность активного состояния спермиев по следующим соображениям: во-первых, на основании опытов J. Loeb (15) можно считать как наиболее вероятное (так как прямых доказательств нет), что сперматозоиды оплодотворяют только в активном состоянии, поэтому активность спермиев, по существу подвижность, является физиологически очень важным показателем, и, во-вторых, этот показатель наиболее чувствителен и наиболее демонстративен [1].

В первый момент микроскопического наблюдения спермы в поле зрения микроскопа можно видеть большое количество отдельных хаотически быстро движущихся сперматозоидов, но через короткий промежуток времени эти движения затухают и в поле зрения видны только отдельные движущиеся экземпляры, которые также через некоторое время перестают двигаться. При таком положении эксперимента проследить движение одного спермия нам не представлялось возможным. Нам также не удалось проследить, все ли спермии двигаются беспрерывно или же они двигаются с некоторыми перерывами (как бы с «отдыхами»).

При рассмотрении свежей молоки (без добавления воды) под микроскопом нам никогда не удавалось наблюдать движения спермиев. Можно достаточно хорошо рассмотреть головку, среднюю часть и с некоторыми трудностями также и хвостик, но не видно каких-либо признаков поступательного движения сперматозоидов; но как только прибавляется капля воды, то вся сперма приходит в движение. В этом случае прекрасно видно, как все спермии в поле зрения находятся в энергичном движении, а затем число движущихся спермиев все уменьшается и, наконец, все спермии лежат без поступательных движений, т. е. наступает конец активного состояния сперматозоида и затем следует его смерть. Из этого наблюдения мы сделали заключение: во-первых, спермии подвижными становятся только после активации водой, а, во-вторых, так как спермии умирают не все сразу, то можно проследить, хотя бы с ошибкой в несколько процентов, с количественной стороны этот процесс отмирания.

После некоторого навыка мне удалось определить процент живых (движущихся) или мертвых (неподвижных) спермиев в поле зрения микроскопа [этим способом пользовался также еще Gellhorn (8)]. Этот процент, конечно, неточен, так как мы не считали отдельные спермии, а определяли «на-глаз» и поэтому в полученную величину внесен субъективный момент. Чтобы лучше всего исключить ошибки при отсчете, субъективность в отсчете процента и «психологическую» ошибку при отсчете времени, я строго придерживался следующих правил:

1) делать несколько определений (повторных) и брать только средние величины из них;

2) не смотреть на секундомер до отсчета процентов.

На основании большого числа наблюдений мне представляются наиболее вероятными следующие величины ошибок при отсчете процентов.

Отсчитываемый процент	Возможный процент ошибки отсчета
80	±5—8
50	±10
25	±5—8
10	±5
1	±2—0,5

[1] Недавно вышла работа Schlenk und Kahmann (22), в которой авторы показали, что, действительно, сперма форели оплодотворяет, только находясь в активном состоянии.

Вполне понятно, что когда меньше или больше половины спермиев находится в движении, то легче определить процент движущихся или неподвижных (в зависимости от того, что легче всего определить), чем когда половина спермиев находится в движении.

Методика опыта была следующая: на чистое предметное стекло наносилась очень маленькая капля молок (мазок), затем прибавлялась одной рукой капля воды или исследуемого раствора, а другой рукой в этот момент пускался секундомер, затем молоки быстро покрывались покровным стеклом и рассматривались в микроскоп. Так как толщина суспензии молок была почти всегда одна и та же, то, кладя молоку после прибавления воды под объектив, мы всегда имели ее в фокусе или почти в фокусе, так что требовалось всего 5—7 секунд на все эти манипуляции до первого возможного отсчета.

Необходимо указать на следующее обстоятельство. Так как мной не решен вопрос о прерывном или беспрерывном движении спермиев, то приводимые проценты говорят только о том, какой процент спермиев находится в движении в момент отсчета.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ АКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ СПЕРМИЕВ ПРИ ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ[1]

Уже давно отмечено, что спермии рыб находятся в подвижном состоянии весьма кратковременный период. Так, например, О. Бородин в 1898 г. (4) указывает, что сперма севрюги живет в пресной воде 45 минут. Haempel (12), как известно, в 1913 г. приводил таблицу, выражающую продолжительность жизни спермиев 7 видов рыб.

Gray (11) указывает, что продолжительность жизни спермы форели равняется 1,5—2,5 минутам.

Евтюхин (6) приводит неопубликованные данные Куделиной, которая нашла более продолжительную выживаемость спермиев некоторых рыб.

В соленой воде, содержащей Cl 4 г на L, сперма судака живет 25 минут, сперма сазана живет 24 минуты, сперма тарани живет 15 минут.

Перечисленные данные, теперь уже вошедшие почти во все книжки по рыбоводству, неопровержимо доказывают кратковременное существование спермиев в активном состоянии, но так как эти данные получены без количественного учета живых и отмерших спермиев, то использование их в рыбоводной практике крайне затруднено, а сравнение продолжительности выживаемости спермиев у разных видов совершенно невозможно. Разница в выживаемости спермиев в несколько минут имеет большое практическое значение и поэтому точное знание о сроках выживаемости очень важно. Из этих данных не видно, например, какое количество спермиев судака погибло через 25 минут, все ли взятое количество или большинство их. Также не видна продолжительность активного состояния большинства спермиев, а это необходимо знать при работе с искусственным оплодотворением у рыб.

Общие суммарные данные без указания того количества спермы, которое живет в активном состоянии указанное время, трудно использовать для практических целей и не согласуются с общетеоретическими взглядами. Я считал необходимым в своей работе обязательно указывать не только продолжительность активного состояния спермы, но и процент активных спермиев.

Применяя количественный учет активных спермиев в данный момент, я получил следующие данные, которые сведены в табл. 1. Данные, приведенные в таблице, являются средними величинами из 45 просчетов по молокам от 13 самцов.

[1] Естественными условиями называются здесь такие условия опыта, которые ближе всего подходят к природным условиям, т. е. чистая волжская вода, имеющая температуру 22—23°.

Таблица 1. Продолжительность активного состояния спермиев при естественных условиях

Температура воды, взятой для активирования, равна 22,5±1°

Процент подвижных спермиев	100	80	50	25	10	11	Отдельные
Среднее время, через которое наблюдался данный процент (секунды)	15	21,9	39,7	59,8	66,3	77	Около 30 минут

Чтобы сделать более наглядным процесс затухания активного состояния спермиев, приведу рис. 1, где по оси абсцисс отложено время в секундах, а по оси ординат процент спермиев в подвижном состоянии (с хорошим поступательным движением) в данное время после активации спермы водой и процент мертвых (без движения).

Из приведенной таблицы и рис. 1 достаточно хорошо виден процесс затухания активного состояния сперматозоидов. Не сразу вся сперма становится неподвижной, а этот процесс выражается круто возрастающей S-образной кривой, причем отдельные экземпляры сперматозоидов еще находятся в подвижном состоянии даже после 30 минут от начала активации, а в одном случае я наблюдал движение одного спермия через 40 минут после начала активации.

Рис. 1. Продолжительность активного состояния спермиев при естественных условиях. На оси абсцисс отложена продолжительность пребывания спермы в воде (секунды), на оси ординат—проценты. Сплошная линия обозначает процент отмирания (не движущиеся), а пунктирная—процент движущихся спермиев

Эти отдельные экземпляры спермиев с большей продолжительностью подвижного состояния не имеют сильно выраженного энергичного поступательного движения, а у них наблюдается нечто похожее на колебательное движение. Такое колебательное движение головки и средней части спермия (хвост как будто бы прилип к стеклу) иногда сменяется резким поступательным движением, а потом опять останавливается и головка «качается», как описано выше. После нескольких подобных чередований с различной продолжительностью поступательного и колебательного движения спермий останавливается совершенно, не проявляя никаких движений.

Такое явление нам удавалось наблюдать на экземплярах, долгое время пребывающих в подвижном состоянии. Массовое же количество спермиев (90%) перестает двигаться через 70 секунд и этот переход совершается сразу от поступательного движения к полному покою. Может быть, при более совершенной методике удастся увидеть и здесь все те переходы, которые наблюдаются у отдельных долгоживущих экземпляров, но сейчас этого сказать нельзя. Итак, следовательно, сперматозоид активируется водой (приобретает поступательное движение) и это активное состояние довольно быстро прекращается. Через 40 секунд после активации около 50% спермиев

становятся неподвижными, а через 70 секунд инактивируется 90—95% всей спермы. Отмирание спермы происходит не сразу, а постепенно. Жизнь сперматозоида затухает постепенно после его активации.

СОХРАНЯЕМОСТЬ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ИНАКТИВНОЙ СПЕРМЫ В САМЦЕ ПОСЛЕ ЕГО СМЕРТИ

Было интересно проследить, как скоро отмирает сперма в самце после его смерти, если так быстро прекращается активное состояние спермия в воде.

Этот вопрос, кроме общефизиологического интереса к сперме, имеет большое чисто практическое значение в практике сельдеразведения.

Каждый, знакомый с волжской сельдью, знает, насколько нежна эта рыба. Даже после кратковременного пребывания в ячеях сети или невода она уже умирает. В решении этого вопроса я, естественно, натолкнулся на очень трудную проблему—проблему начала смерти самца. Не претендуя на большую точность, я считал начало смерти с начала «покоя» самца (прекращение внешних судорожных движений).

Мной был исследован 21 самец. Сделано 21 определение спермы, средние данные которых приводятся в табл. 2.

Я определял время, в течение которого 50% всех спермиев находится в активном состоянии. То же самое определено и для единичных экземпляров. Так как я не мог констатировать процент движения спермиев раньше чем через 5—7 секунд после активации (время, требующееся для всех предварительных манипуляций), то, естественно, я не мог учесть движение 50% спермы в первые 5-7 секунд после активации, хотя это и может иметь практическое значение.

Мертвая сельдь хранилась на рабочем столе при температуре воздуха 26±2°. Температура воды, которой активировалась сперма, равнялась 23±1°.

Таблица 2. Выживаемость спермы в самце после его смерти

Время после смерти самца (в минутах)	10	20	25	30	35	40	45	50	60
Среднее время движения 50% спермиев (в секундах) (среднее от 21 самца)	41	12	6	6	4,3	1,5	0	0	0
Среднее время движения отдельных спермиев (в секундах) (среднее от 21 самца)	>100	>75	71	58	31	17	4,2	3,7	0

Из табл. 2 и особенно из рис. 2 хорошо видно, как быстро умирает сперма в семенниках мертвого самца.

В первые 10 минут после смерти самца молоки остаются еще жизнеспособными; отличий в активности сперматозоидов не наблюдается. После же 10 минут наблюдается быстрая потеря жизнеспособности спермиев (потеря способности активироваться). Приблизительно через 25 минут после прекращений всяких движений самца вне воды у многих самцов 50% спермиев не движется.

Резко падающая кривая времени движения 50% спермиев и отдельных спермиев говорит о быстром отмирании спермы внутри мертвого самца. Только у 2 экземпляров (от 21 самца) можно было наблюдать массовое движение через 40 минут после смерти. Спустя 1 час после смерти самца ни в 1 случае из 21 не наблюдалось вообще какое бы то ни было движение, т. е. за это время произошла полная гибель всей спермы в самце.

При таких условиях можно ожидать, что молоки, взятые от самца, умершего 30 минут назад и сохраняемые без воды при температуре около 26°C, не дадут хорошего процента оплодотворения, так как осталось в этих молоках очень мало спермиев, способных активироваться водой.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ВЫЖИВАЕМОСТИ СПЕРМИЕВ В ИНАКТИВНОМ СОСТОЯНИИ ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ ВОЗДУХА

Напомним, что Cohn (5) показал одинаковое выделение CO_2 спермой за весь активный период независимо от того, будет ли повышена или понижена эта активность. На сперме млекопитающих работами Иванова (13), Redenz (20) и др. доказана возможность существования ее в течение некоторого времени (около часа) в активном состоянии при анаэробных условиях. Источником энергии поступательного движения эти авторы считают расщепительные процессы в спермии. С энергетической точки зрения расщепительный процесс весьма неэкономный, так как запас энергии расщепляющихся веществ используется не нацело, а только частично.

При аэробных условиях продукты расщепления окисляются, давая новые запасы энергии спермию. Steudel (24), анализируя сперму сельди Clupea harengus, нашел вес одного спермия равным $0{,}5 \cdot 10^{-14}$ г, причем 54% общего веса составляет сухой вес, т. е. спермий представляет собой весьма компактную массу с точки зрения соотношения воды и сухого веса. Насколько же хватит запасного материала спермия, если его не активировать?

Рис. 2. Продолжительность движения (в секундах) активированных спермиев, взятых от мертвого самца. На оси абсцисс отложено время (минуты), прошедшие от начала смерти самца. На оси ординат отложена продолжительность движения (в секундах) активированных спермиев

Надо ожидать более длительную жизнеспособность у неактивной спермы, чем у активной. С достаточным основанием можно ожидать, что спермий волжской сельди, так же как и сперма других исследованных животных, имеет энергетический обмен, аналогичный в основном обмену работающей мышцы, как это представляют себе Мейергоф (17—18) и Гилл (9). Энергия получается за счет процессов расщепления.

Если спермий сельди активируется водой и в таком активном состоянии, очень быстро используя свои энергетические ресурсы, умирает, то, естественно, можно было ожидать более длительного пребывания жизнеспособной спермы без прибавления воды. Вот такой опыт и был нами поставлен.

Хорошо подвижные сперматозоиды, взятые от живых самцов, помещались в чистые сухие солонки и затем последние в большинстве случаев закрывались стеклами. Количество молок в каждую солонку бралось не меньше 2 капель и не больше 5 капель.

Солонка с молокой хранилась на рабочем столе (свет слабый, рассеянный), температура воздуха 23±3°. Через определенные промежутки бралась проба на подвижность, которая определялась по выше описанному способу. Температура активирующей воды равнялась 21,5±0,5°. Полученные результаты сведены в табл. 3, где данные числа есть средние величины продолжительностей подвижности спермиев в секундах из полученных измерений на молоке от 12 самцов.

Таблица 3. Продолжительность выживаемости спермиев в инактивном состоянии при температуре воздуха

Продолжительность инактивного состояния	50%	10%	Отдельные экземпляры	Примечание
	Двигаются в течение секунд			
40—50 мин.	40,5	61	Больше 10 мин. (в 1 случае была прослежена подвижность в течение 40 мин.)	
60—80 »	34,0	—		
160—180 »	28,3	41		
210—220 »	25,0	38		
270—320 »	32,5	—		
440—450 »	25,0	32	Больше 5 мин.	Здесь особенно резко выделяется замечательный факт, что отдельные экземпляры двигаются долго (5 мин.) даже после 27-часового стояния инактивной спермы
27—28 час.	0	25		
30 час.	0	—		

Как видно из табл. 3, если сохранять молоки в инактивном состоянии, то они остаются жизнеспособными в течение более длительного времени (во много раз), чем в активном состоянии. Интересно, что спермии в самце сельди находятся в неподвижном состоянии (неактивном) и активируются только после попадания в воду.

В этом опыте с длительным хранением спермы мне часто приходилось констатировать после нескольких часов стояния молок в солонках более длительную живучесть сперматозоидов у краев общей массы молок в солонке, чем внутри общей массы. В то время как внутри общей массы при активации водой не наблюдалось массового движения спермиев в поле зрения микроскопа, можно наблюдать еще массовое движение и отметить 50% движущихся спермиев у молок, взятых у краев солонок [между прочим, Grave и Downing наблюдали на сперме морских беспозвоночных (Arbacia, Cumingia), что спермии лучше сохраняются в плотной, чем в разведенной, суспензии].

Данное явление нами не было открыто в начале постановки этой серии опытов, поэтому не были соблюдены постоянные условия взятия пробы на подвижность, результатом чего и явилась некоторая пестрота чисел, характеризующих постепенное затухание жизнеспособности спермы при хранении в инактивном состоянии. Это на первый взгляд кажущееся странным явление мы не исследовали более подробно. Нам представляется правильным искать объяснение этому явлению в медленно текущих метаболических процессах спермы при инактивном состоянии.

Изучение действия такого универсально распространенного и связанного с жизнью газа нам представлялось интересным с точки зрения выяснения метаболического процесса у спермия.

Этот газ обладает рядом особенностей. Углекислота легко проникает в клетки. В соединении с водой она реагирует как слабая кислота с двумя константами диссоциации. Она как конечный продукт окислительных процессов в аэробном организме в некоторых дозах может влиять на самый процесс метаболизма. Ставя опыт по влиянию углекислоты на продолжительность жизнеспособности спермы, мы, конечно, не представляли себе, что механизм действия ее будет таков же, как на организм.

Хотя сперматозоид и можно себе представлять как совершенно своеобразный «организм», все же необходимо помнить, что энергетический процесс в сперматозоиде сельди по аналогии со спермой других животных, нужно предполагать, происходит за счет процессов расщепления. Конечные продукты расщепительного процесса не являются углекислотой, но последняя может образоваться (опять по аналогии со спермой других животных) при окислении продуктов расщепительного процесса кислородом воздуха, поэтому надо ожидать более сложной зависимости жизнедеятельности спермы от углекислоты.

При постановке опыта с углекислым газом была сделана попытка выяснить, с одной стороны, зависит ли продолжительность жизнеспособности инактивной спермы от кислорода (отсюда суждение о потребности спермы в кислороде), а с другой—влияет ли вредно накопление углекислоты на инактивную сперму.

Полученная углекислота из аппарата Киппа пропускалась через стеклянные баночки емкостью 25—30 см^3 до вытеснения воздуха. После примерно 4—5 минут осторожного пропускания газа через баночку брались молоки от живого самца, предварительно проверенные на подвижность, и одна часть—2—3 капли—помещалась в баночку с углекислотой, а другая—в баночку с окружающим воздухом. Эти последние служили нам контролем. После помещения молок в баночки последние закрывались пробками и оставлялись стоять при слабом рассеянном свете в палатке при температуре окружающего воздуха $22 \pm 2°$ (температура учитывалась по показанию рядом лежащего с баночками термометра).

Температура воды, взятой для активирования, равнялась $22{,}5 \pm 0{,}5°$. После каждого взятия спермы из баночек с CO_2 на исследование подвижности при активировании опять пропускался газ CO_2 в течение примерно 1 минуты, после чего баночки снова закрывались пробками.

В этой серии опытов было исследовано 9 самцов.

В табл. 4 числовые данные есть средние величины продолжительности подвижного состояния спермиев в активированном состоянии, причем числа в скобках есть средние величины для контроля, а числа без скобок есть средние величины для спермы, хранящейся в атмосфере CO_2.

По чисто техническим обстоятельствам нам не удалось проследить действие CO_2 на инактивную сперму в течение более длительного времени.

Как видно из таблицы, в течение 7-часового пребывания в атмосфере CO_2 большинство спермиев еще не потеряло поступательного движения при активации водой. Из сравнения опытных данных с данными контроля видно, что получающиеся величины жизнеспособности инактивной спермы в течение 7 часов как для контроля, так и для опыта совершенно одинаковы.

Таблица 4. Продолжительность выживаемости инактивных спермиев в атмосфере CO_2

Продолжительность пребывания спермы в атмосфере CO_2 в мин.	50%	25%	1%
	Двигаются в течение секунд		
40—45	36 (35)	50	78
80	33	—	—
120—140	32	—	63
230	33 (30)	—	70 (70)
400—410	20 (23)	38	65 (50)

Во всяком случае мы можем сказать, что CO_2 не действует (заметно) губительно на инактивную сперму в течение 7 часов. Кроме того, можно констатировать еще факт, что инактивная сперма, находящаяся в анаэробных условиях в течение 7 часов, теряет свою жизнеспособность в такой же или почти в такой же степени, как и при аэробных условиях, т. е. жизнедеятельные процессы в инактивном сперматозоиде протекают независимо или почти независимо от наличия кислорода.

Этот очень интересный факт, толкающий на познание метаболических процессов спермия, стоит в связи, как нам думается, с фактом, наблюдающимся в природе. Зрелая, жизнеспособная сперма может пребывать в организме самца в течение ряда дней. Мне приходилось, например, брать жизнеспособную молоку в течение примерно месяца от одного и того же самца окуня. Это факт очень большой биологической важности. Если он нами будет в дальнейшем познан, то тогда мы научимся хранить сперму сельди в течение длительного времени.

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ СОЛЕЙ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ АКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ СПЕРМЫ

В исследовании действия солей на продолжительность активного состояния спермы я ставил задачу исследовать продолжительность активного состояния спермиев в эквилибрированных растворах и в отдельных солях, входящих в эти растворы.

Для этого были взяты раствор Рингера и его модификации: раствор Локка и затем «измененный рингеровский раствор» с фосфатом.

Кроме того, исследовано действие отдельных компонентов, входящих в раствор Рингера.

Состав растворов был таков: в 1 л раствора содержалось раствор Рингера: 9,0 — $NaCl$; 0,42 — KCl; 0,24 — $CaCl_2$; раствор Локка: 9,0—$NaCl$; 0,42—KCl; 0,24—$CaCl_2$; 0,15 — $NaHCO_3$. Измененный раствор Рингера: 6,5—$NaCl$; 0,14—KCl; 0,12 — $CaCl_2$; 0,2—$NaHCO_3$; 0,01 — NaH_2PO_4.

Можно в основном рассматривать действие солей с двух точек зрения. Во-первых, с точки зрения изменения осмотического давления среды, а во-вторых, с точки зрения специфического действия отдельных ионов. Другие изменения среды, происходящие с привнесением солей, можно не рассматривать, считая их менее существенными[1].

[1] С изменением солевого состава среды меняется ее диэлектрическая постоянная, что может вызвать изменение в величине электрокинетического потенциала спермия.

С этих двух точек зрения мы и подошли к изучению действия солей на сперму волжской сельди.

Методика изучения действия солей была прежняя, только сперма активировалась солевым раствором определенной концентрации. Сперма бралась от живых самцов в солонки, а затем уже употреблялась в опыт. Пребывание спермы в солонках ограничивалось несколькими минутами (до 1 часа), так как опыт начинался тут же после взятия молок.

Солонки стояли при температуре воздуха в 24°, а температура растворов была 22,5°. Полученный результат сведен в табл. 5.

Таблица 5. Продолжительность активного состояния спермиев в растворах разных солей

Название соли и ее концентрация в молях	50%	25%	1%	Отдельные экземпляры
	Двигаются в течение секунд			в минутах
NaCl 0,333	0	0	43	>2
» 0,0333	0	0	45	>2
» 0,0033	48	70	114	>2
KCl 0,0056	0	0	0	>1,5
$CaCl_2$ 0,0033	30	—	—	>2

Здесь достаточно ясно видно, что совершенно отсутствует массовое поступательное движение спермиев, активированных 0,0056 молярным раствором KCl и 0,03 м, 0,3 раствором NaCl, причем в растворе KCl можно наблюдать движение в поле зрения только нескольких экземпляров (2—5), а в растворах NaCl (0,3 и 0,03 м) всегда число движущихся сперматозоидов больше. Следовательно, раствор KCl оказывается менее благоприятной средой, т. е. ион K более ядовит, чем ион Na.

Аналогичные данные были получены Scheuring (21), Gaschott (7) для спермы форели. Напротив, Gellhorn (18) нашел, что для спермы Rana temporaria ион K более ядовит, чем ион Na, а для спермы Rana esculenta получил обратную зависимость. Следовательно, можно ожидать, что не для всех видов спермы рыб будет пригоден такой ряд Na < Ca < K (ядовитость возрастает), какой получили Gaschott для форели и я для волжской сельди.

Раствор 0,0033 м $CaCl_2$ почти совершенно не отличается от волжской воды в отношении активации спермы.

Продолжительность жизни спермиев в эквилибрированных растворах видна из табл. 6.

Из приведенной таблицы ясно видна разница действия растворов отдельных солей и эквилибрированных растворов. Если в первых растворах (NaCl и KCl) не наблюдалось массового поступательного движения сперматозоидов, то во вторых растворах эта массовость движения имеется налицо, причем количество спермиев, обладающих энергичным поступательным движением в этих растворах, такое же, как в волжской воде, которую мы все время рассматриваем как естественную среду спермиев. Активируя сперму эквилибрированными растворами, можно также вызвать 100% движение спермиев в первые примерно 15 секунд после активации, т. е. в отношении

Таблица 6. Продолжительность активного состояния спермиев в разных эквилибрированных растворах

Название раствора	50%	25%	1%	Отдельные двигаются
	Двигаются в течение секунд			в минутах
Рингер	40	57	—	>2
Измененный раствор Рингера	40	67	110	>3
Локк	39	73	120	>3

активации спермы можно отметить одинаковый эффект эквилибрированных растворов с волжской водой.

Из этого эксперимента, естественно, вытекает вопрос о действии осмотического давления на сперму. Применявшиеся мной эквилибрированные растворы имеют осмотическое давление, превышающее минимум в 20 раз осмотическое давление волжской воды.

В каких пределах осмотического давления может существовать активная сперма, если брать солевые растворы? Из предыдущих опытов видно, что осмотическое давление растворов Рингера и Локка (5—7 атмосфер) не является пределом для нормальной подвижности сперматозоидов.

Чтобы получить в первую очередь эффект действия осмотического давления на спермий, мы брали для активации те же три эквилибрированных раствора, но только концентрация каждой соли была взята в три раза больше обычного, т. е. растворы были концентрированнее в три раза, чем обычные, при сохранении отношения катионов и анионов обычных растворов. Табл. 7 иллюстрирует полученные данные.

Таблица 7. Продолжительность активного состояния спермиев в концентрированных эквилибрированных растворах

Название раствора	50%	25%	1%	Отдельные	Примечание
	Двигаются в течение секунд			в минутах	
Рингер×3	0	0	0	1	Температура растворов равна 23°
Измененный Рингер×3	0	0	0	1	
Локк×3	0	0	0	0,5	

Как видно из таблицы, сильно повышая осмотическое давление, мы создаем совершенно неблагоприятные условия для спермы. В таких растворах нам ни разу не удалось видеть массовое движение спермиев.

Как правило, можно видеть в поле зрения микроскопа 2—3 спермия с поступательным движением, которое быстро прекращается, и после нескольких «колебательных» движений наступает полный покой.

Чтобы лучше видеть, какой размах величин осмотического давления имеют исследованные растворы, я привожу табл. 8 осмотических давлений для всех растворов. Величины осмотических давлений

вычислялись на основании данной концентрации, степени диссоциации соли для взятой концентрации при температуре 22°. Для сравнения приводятся величины осмотического давления пресной воды (в приведенном интервале, вероятно, находится также осмотическое давление волжской воды) и осмотического давления воды Каспийского моря на основании вычислений из солености, приводимой Шокальским Ю. М. (23).

Таблица 8. Осмотическое давление разных растворов, выраженное в атмосферах

Раствор	Прибл. осмот. давление в атмосферах	Раствор	Прибл. осмот. давлен. в атмосферах	Раствор	Прибл. осмот. давлен. в атмосферах
$NaCl$—0,333 моля	14,0	Рингер×3	21	Вода Каспийского моря[1]	
» —0,033 »	1,5	Изм. Рингер×3	16,5	a) Широкая полоса против р. Волги	<1
» —0,003 »	0,16	Локк×3	21		
KCl —0,0056 »	0,26	Рингер	7	b) У берега Кавказа	10
$CaCl_2$—0,0033	0,24	Изм. Рингер	5,5		
Волжская вода	0,3—0,5	Локк	7	c) Средняя часть	12—14

Из этой таблицы можно сделать следующее заключение. Сперма волжской сельди может быть активна в интервале осмотического давления от десятых долей до нескольких (повидимому, близко к 10) единиц атмосфер. Выше этого осмотического давления сперма в массе своей (за исключением очень немногих) не активируется, т. е. не обладает поступательным движением. Если же обратить внимание на осмотическое давление воды Каспийского моря, то легко видеть, что оно лежит или близко к пределу осмотического давления, переносимого спермой волжской сельди, или же далеко от него в сторону гипотонии. У нас нет прямых опытов, но из этого сравнения напрашивается весьма интересное предположение, что сперма этой сельди может быть активна почти во всем Каспийском море и в особенности в его северной и западной частях, где происходит опреснение за счет больших рек (Волга, Кура).

ДЕЙСТВИЕ ЖИДКОСТЕЙ ЯЙЦА НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ АКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ СПЕРМИЕВ

Исходя из вышеописанных данных, мне представлялось интересным и важным в хозяйственном отношении исследовать действие жидкостей, связанных с яйцом, на продолжительность активного состояния спермиев.

Иначе говоря, есть ли в яйце или выделяются ли яйцом такие вещества, которые влияют на активность спермия? Чтобы решить этот вопрос, я брал для активации, во-первых, воду, в которой лежит икра, а во-вторых, жидкость, получающуюся при раздавливании икры.

Методика наблюдений была следующей: от текучего самца брались молоки в чистую сухую солонку. Они служили в течение 1—1½ часов запасным материалом для наблюдений.

[1] Соленость Каспийского моря такова: Северная часть Каспия, прилегающая к устью реки Волги, имеет соленость меньше 1‰. у Кавказского побережья—11—12‰. Средняя часть Каспия имеет соленость весной около 12, а летом 15‰.

Методика определений продолжительности активности спермиев была такая же, как описано уже выше, только активация спермиев производилась сперва волжской водой, затем бралась новая порция спермиев и активировалась исследуемой жидкостью, потом опять новая порция спермиев активировалась волжской водой и так несколько раз подряд вперемежку—волжская вода, исследуемая жидкость и т. д. Такая постановка опыта обеспечивала более точное наблюдение.

Оплодотворенная или неоплодотворенная икра помещалась в кристаллизатор с волжской водой в таком количестве, что через некоторое время (при полном набухании) икра занимала почти весь объем кристаллизатора. Если яйцо выделяет вещества, действующие на активность спермия, то надо ожидать, что такое действие будет быстрее открыто в том случае, когда этого вещества больше.

Для краткости обозначаю воду, в которой развивались оплодотворенные яйца или лежали неоплодотворенные, как «настойки на оплодотворенной или неоплодотворенной икре». Жидкость, получающуюся при раздавливании икры, лежавшей в воде, обозначаю как «жидкость оплодотворенной или неоплодотворенной икры», а жидкость, получающуюся при раздавливании неоплодотворенной икры, взятой только что от самки, как «жидкость неоплодотворенной сухой икры».

В табл. 9 дана продолжительность активного состояния спермиев (в секундах) для данного процента спермиев.

Таблица 9

Активирующая жидкость	Число определений	Средняя продолжительность движения спермиев в секундах			
		процент движения спермиев			Отдельные экземпляры
		100	50	25	
Волжская вода	17	17	35	46	Больше 60
«Настойка на оплодотворенной икре»	13	11	28	42	» 60
«Настойка на неоплодотворенной икре»	5	15	29	40	» 60
«Жидкость оплодотворенной икры»	13	0	0	0	В 4 из 13 случаев наблюдались колебательные движения. 1—3 спермия в поле зрения
«Жидкость неоплодотворенной икры»	7	0	0	0	То же самое в 3 случаях из 7
«Жидкость сухой икры»	2	0	0	0	Очень мало отдельных (1—3) штук в поле зрения микроскопа
«Жидкость, вытекающая вместе с икрой»	2	0	0	0	

Из табл. 9 видно, что жидкость, получающаяся при раздавливании икры, обладает инактивирующим свойством на спермии, причем это одинаково проявляется (работая этим методом) как у оплодотворенных, так и неоплодотворенных икринок; была ли взята икра после 10-минутного лежания в воде, 5-часового (гаструла) или же 21-часового (7 сомитов), результат получался один и тот же (неоплодотворенная икра исследовалась только лежавшая в воде до 5 часов). Следовательно, инактивирующие вещества находятся в неоплодотво-

ренном яйце, они не уничтожаются оплодотворением и развитием в течение 21 часа.

Наблюдающемуся в таблице снижению продолжительности активного состояния спермиев при активации их «настойкой оплодотворенной и неоплодотворенной икры» по сравнению с активацией волжской водой (при данной методике) нет оснований приписывать реальное значение без некоторой натяжки. Действительно, сама разница небольшая для данной методики, а затем могут действовать другие факторы, связанные с лежанием икры в воде. Сейчас пока можно только сказать с полной уверенностью, что раздавленная икра действует инактивирующе на сперму. Инактивирующее вещество яйца не диффундирует (или очень слабо) в окружающую среду.

При пятикратном разведении жидкости раздавленного яйца волжской водой наблюдается тот же инактивирующий эффект. Если учесть, что при набухании икры также происходит разведение (объем икринки увеличивается в 25—35 раз), то можно сказать, что это инактивирующее вещество (вещества) обладает большой активностью инактировать сперму и сохраняется в яйце долгое время.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ ИНАКТИВНЫХ СПЕРМИЕВ

Исходя из взглядов, что каждый спермий несет определенное количество питательного материала, который может тратиться на энергетику и в первую очередь на поступательное движение, мы пришли к предположению, что если сперматозоид быстро погибает в активном состоянии, то его жизнеспособность можно продлить, поддерживая сперму в инактивном состоянии. Этот запас хотя, вероятно, и тратится на основной метаболизм, но по сравнению с энергетическим он очень мал.

Ранее мы экспериментально показали, как значительно возрастает продолжительность жизни спермиев, если их сохранять в инактивном виде.

Гибнут ли спермии от истощения резервного материала или от накопления продуктов жизнедеятельности, или от нападения бактерий? Это все вопросы, требующие дальнейшего решения, но факт более длительной жизни в инактивном состоянии, чем в активном, остается налицо.

Далее мы предположили, что если наш взгляд на энергетику спермиев волжской сельди верен, то надо ожидать еще более длительную жизнь инактивной спермы, если понизить температуру. Пониженными температурами пользовались некоторые исследователи, когда хотели сохранить сперму в течение длительного времени. Например, Арнольд (1) сохранял сперму стерляди.

Для решения этого вопроса молоки брались от живых самцов по нескольку капель в солонки и ставились в термос с пониженной температурой.

Определенная температура в термосе поддерживалась сохранением в нем некоторого количества льда. Через определенные промежутки времени брались молоки из термоса и ими осеменялась зрелая икра, взятая от живой самки. В этом опыте критерием жизнеспособности спермы служил процент оплодотворения икры. В некоторых случаях икра, оплодотворенная такой спермой, была под наблюдением, и отмечалось время появления определенных стадий. Результаты этого опыта приводятся в табл. 10.

Пользуясь методом искусственного оплодотворения у волжской сельди, нужно не забывать, что эта методика, несмотря на ее большую давность, страдает рядом недостатков, устранить которые не-

Таблица 10. Влияние пониженной температуры на выживаемость инактивной спермы

Температура хранения спермы	Продолжительность хранения спермы	% оплодотворения	Температура развития	Скорость развития: время появления сомитов	Скорость развития: время появления подвижного зародыша	Скорость развития: время выклевывания личинок
3°	4 ч. 35 м.	89	—	—	—	—
	4 ч. 40 м.	93	26°	22 ч. 20 м.	—	42 ч. (середина)
	25 ч. 20 м.	0	—	—	—	—
4—4,5°	2 ч. 0 м.	82	22°	24 ч.	46 ч.	67 (конец)
	3 ч. 40 м.	94	22°	23 ч. 30 м.	44 ч.	65 »
	5 ч. 00 м.	70	23°	20 ч.	—	—
	5 ч. 10 м.	50	23°	20 ч.	—	—
	22 ч. 00 м.	18	18°	23 ч. 20 м.	46 ч.	57
	28 ч. 00 м.	7	26°	22 ч.	—	47 (середина)
	49 ч. 12 м.	0,7	22°	24 ч.	—	67 (конец)
	75 ч. 00 м.	—	—	—	—	—
13—14°	2 ч.	91	22°	24 ч.	45 ч.	46 (начало)
	16 ч. 45 м.	76	22°	24 ч.	—	69 (конец)
	31 ч. 40 м.	60	—	—	—	47 (начало)
Контроль 23±1°	0	84	—	—	—	—
	0	92	—	—	—	—
	0	85	22°	24 ч.	46 ч.	54 (середина)
	0	67	—	—	—	—
	0	85	—	—	—	—
	0	84	—	—	—	—

обходимо на основе специальных исследований. Проделывая одни и те же манипуляции, мы все же очень редко получаем оплодотворение на все 100%, обычно всегда ниже, причем получающийся процент оплодотворения и в контролях также не является постоянным. Получаются ли непостоянные величины процента оплодотворения от плохого качества спермы или икры или же от того и другого вместе, или же, наконец, от несовершенства самой методики оплодотворения, сейчас сказать трудно. Ясно одно, что процент оплодотворения при обычных условиях не постоянен и почти всегда меньше 100 и с этим установленным фактом необходимо считаться при рассмотрении данных в табл. 10.

Главное, что вытекает из опыта с пониженной температурой, — это падение процента оплодотворения с ростом времени хранения молок, причем по сравнению с молоками, сохранявшимися при температуре 23±3°, молоки, хранящиеся при пониженной температуре (5—13°), сохраняют свою жизнеспособность гораздо дольше. В табл. 10 легко видеть, что сохраняемость спермы не увеличивается пропорционально понижению температуры, а существует оптимальная температура сохраняемости.

Икра, оплодотворенная спермой, сохранявшейся разное время при пониженной температуре, развивается так же, как и икра, оплодотворенная свежей спермой. Появление сомитов, подвижного зародыша, выклевывание личинок наступают в такие же сроки, как и в контроле. Наблюдающиеся отклонения надо признать незначительными ввиду, во-первых, трудности определения начала стадий и, во-вторых, всегда наблюдающихся индивидуальных отклонений в скорости развития яиц.

При простом просмотре выклевывающихся личинок нам не при-

ходилось отмечать каких-либо аномалий в морфе. По внешнему виду они были такие же, как в контроле.

В заключение этой главы укажу в порядке постановки вопроса на следующий момент.

В связи с опытами хранения молоки волжской сельди вполне естественно возникает вопрос о возможности глубокого влияния пониженных температур на половые клетки.

В одинаковой ли степени отмирают сперматозоиды как с признаками на самца, так и с признаками на самку[1] при длительном хранении их в условиях с пониженной температурой? Этот вопрос, чрезвычайно интересный с теоретической стороны, а также имеющий (вернее должен иметь) большое практическое значение, может быть решен только при условии, если возможно наблюдать взрослых половозрелых особей, полученных из половых клеток, хранящихся таким способом. Например, Mrzic (19) наблюдал значительное изменение соотношения полов у радужной форели (♂34 : ♀66 вместо ♂50 : ♀50), когда производители брались с перезрелыми (7 дней) половыми продуктами.

Scheuring (21) тоже на форели нашел изменение соотношения полов, производя оплодотворение в разных растворах щелочи (♂75 : : ♀25), глюкозы (♂40 : ♀60).

Поставленный вопрос о разной выживаемости спермиев с признаками на самца и на самку при искусственном хранении имеет также значение и для практики сегодняшнего дня. Как сперма, так и икра у волжской сельди созревают не сразу вся вместе, а порционно (3 порции минимум). При искусственном разведении сельди половые продукты от производителя получают легким надавливанием на брюшко рыбы. В результате таких приемов, очень распространенных в рыбоводной практике, вероятно, получаются половые продукты разной зрелости (перезрелые, зрелые, недозрелые). По аналогии с форелью (у форели половые продукты созревают также не одновременно все вместе) надо ожидать, что рыбоводы, производя искусственное разведение сельди, также изменяют и соотношение полов у этого вида. Если это так, то рыбоводная практика, с одной стороны, усложняется, а с другой—она приобретает возможность по собственному желанию регулировать соотношение полов разводимых рыб.

СОХРАНЯЕМОСТЬ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ИНАКТИВНОЙ СПЕРМЫ В СМЕШАННЫХ МОЛОКАХ ОТ РАЗНЫХ САМЦОВ

В практике искусственного разведения сельди на реке Волге не всегда рыбоводы получают высокий процент оплодотворения. Некоторые рыбоводы склонны объяснять это явление вредным действием спермы друг на друга, взятой от разных самцов. Почти всегда рыбоводы производили оплодотворение следующим образом: икру от нескольких самок собирают в определенную посуду (таз, тарелка, блюдце и т. п.) и затем поливают молоками от нескольких самцов и размешивают все это птичьим пером. После нескольких минут стояния (10—15) прибавляется вода. По мысли некоторых рыбоводов в момент смешения молок сперма одного самца действует как бы агглютинирующе на сперму другого. В конечном результате получается малый процент оплодотворения. Хотя такое предположение мало вероятно и заниматься им сейчас нет основания, я решил все же исследовать этот вопрос экспериментально, так как он связан с очень важным моментом в рыборазведении.

[1] Есть основания (по аналогии с другими рыбами) предполагать, что самец сельди является гетерогаметным в отношении пола, т. е. имеет сперму на самца и на самку.

Проверкой такого предположения я занимался еще и потому, что Warburg (25) наблюдал гораздо меньшее потребление кислорода спермой иглокожих, когда она смешана от нескольких самцов по сравнению с несмешанной спермой.

Если, действительно, есть вредное взаимодействие спермы разных самцов одного и того же вида, то надо полагать, что это вредное действие будет проявляться сильнее в том случае, когда время соприкосновения разной спермы будет длительное.

Методика опыта была чрезвычайно проста, молоки от разного количества самцов тщательно перемешивались в солонке птичьим пером, прикрывались стеклом и оставлялись стоять. Через некоторое время бралась проба молок на подвижность спермиев, затем этими молоками осеменялась свежая икра сельди и определялся процент оплодотворения.

В табл. 11 сведены самые основные результаты этого опыта.

Таблица 11. Продолжительность выживаемости смешанной инактивной спермы

От скольких самцов взята сперма	Температура хранения	Температура активности воды	Продолжительность хранения молок	50%	25%	1%	Отдельные	Процент оплодотворения	Примечание
				движение в течение					
2	23,5 + 0,5°	21°	6 ч. 05 м.	30″	55″	2′40″	10″	Оплодотворение не произведено	
3	23 + 0,5°	21°	3 ч. 05 м.	40″	—	2′30″	10″		Через час выклюнулись личинки
			23 ч. 30 м.	0	30″	1′30″	2′45″		
			28 ч. 10 м.	—	—	—	—	6,0	
7	24°	25°	2 ч. 0 м.	40″	—	1′20″	17′30″	—	Опыт прекращен
			4 ч. 0 м.	45″	—	—	2′	—	
			4 ч. 20 м.	—	—	—	—	35	

Табл. 11 показывает, что сперматозоиды разных самцов не оказывают взаимно вредного действия друг на друга при смешении. Даже смешивая молоки от 7 самцов и храня их в инактивном виде (в солонках) в продолжение 4 часов 20 минут, мы получили процент оплодотворения, равный 35, т. е. одна треть икры была оплодотворена. На основании этих данных можно заключить, что низкий процент оплодотворения, встречающийся в практике рыбоводов, зависит не от применения смеси молок разных самцов одного и того же вида, а от каких-то других причин.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ АКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ СПЕРМИЕВ У САМЦОВ, ВЫЛОВЛЕННЫХ В РАЗНОЕ ВРЕМЯ НЕРЕСТОВОГО ПЕРИОДА

В середине июня (числа 15-го) я наткнулся на следующий факт: просматривая самцов и беря молоку для опытов, мне пришлось отметить, что попадаются самцы, имеющие очень низкий процент активирующихся сперматозоидов при внесении молоки в воду. Сперва я не придал этому факту большого значения, но затем подобные самцы стали попадаться все чаще и чаще и мы не могли пройти мимо такого биологического явления, не исследовав его. Начиная

с 21 июня, мы повели систематическое исследование частоты встречаемости самцов с плохо активирующейся спермой.

Методика исследования была такова: когда вытаскивался невод из воды, там отбирались текучие живые самцы в ведро с водой и живьем приносились в палатку. В палатке определялась подвижность спермиев, взятых у самцов (во время взятия спермы самцы были живы). Всего нами было просмотрено 39 самцов за 4 дня.

Таблица 12. Количество самцов, имеющих массовое движение спермиев при активации спермы волжской водой

Дата	Время взятия тони	Общее количество исследованных самцов	Из них[1]			
			50%	25%	1%	отдельные
21.VI	1 тоня в 13 ч. 50 м.	12	+4—8	+ 4—8	+10—2	+10—2
22.VI	1 » » 12 ч. 20 м.	15	+6—9	+10—5	+12—3	+14—1
	1 » » 15 ч. 15 м.					
24.VI	1 » » 14 ч. 00 м.	5	+2—3	+ 3—2	—	+ 4—1
28.VI	1 » » 11 ч. 00 м.	7	+5—2	+ 6—1	+ 7—0	+ 7—0
	Итого . . .	39	+17—22	+23—16	+29—5	+35—4

В табл. 12 числа означают количество самцов, просмотренных на подвижность спермиев, а знак плюс или минус возле числа указывает на количество самцов, имеющих или не имеющих данный процент подвижных спермиев. Температура волжской воды, употребляемой для активации, равнялась 24° плюс или минус 1° (табл. 12).

Из табл. 12 явствует, что самцы, взятые в это время, имеют текучие молоки, но только молоки в большом числе случаев не дают массового движения сперматозоидов. Это особенно хорошо видно в табл. 13.

Таблица 13. Процент самцов с подвижными при активации спермиями

Процент движущихся спермиев при активации	50%	25%	1%	Отдельные экземпляры
Процент самцов, имеющих данный % движущихся спермиев	43	59	85	90

Сопоставляя эти данные, можно отметить одну особенность спермы, взятой в данное время,—это большой процент самцов, не дающих массового движения спермиев при активации. У 10% самцов (4 случая из 39), хотя молоки и текучи, все же при активации водой совершенно не дают подвижных спермиев, даже нет движущихся отдельных экземпляров сперматозоидов. Обычно такие молоки немного жиже и чуть с синеватым оттенком, но не всегда с этим признаком совпадает малая подвижность спермиев.

Летом 1935 г., работая на Волге в Никольском, я повторил эти наблюдения 1934 г. с самцами волжской сельди. С 8 по 27 июня

[1] Движение: имеют +, не имеют—.

мной была исследована на подвижность сперма от 65 самцов, причем все наблюдения проведены на самцах, выловленных в дневные часы (12—14 часов). Результат наблюдений 1935 г. кратко сведен в табл. 14, где числитель дроби означает процент самцов, имеющих данный процент движущихся спермиев, а знаменатель—продолжительность движения в секундах данного процента спермиев.

Таблица 14

Дата	Число исследованных самцов	Процент движущихся спермиев		
		100	50	25
8.VI	7	100/20	100/43	100/63
20.VI	12	58/14	92/30	100/40
21.VI	6	60/15	100/27	100/36
23.VI	14	50/11	93/17	100/25
24.VI	13	61/14	77/26	85/33
27.VI	13	69/15	77/26	100/34

Можно считать вполне установленным, что в конце нерестового сезона появляются самцы с плохо активирующейся спермой. Это явление можно объяснить двояким образом. Если созревшая сперма в самце не выметывается по тем или иным причинам (повидимому, не было благоприятных условий для нереста данного самца), то все же, благодаря метаболическим процессам, происходящим в спермии, энергетические ресурсы сперматозоида расходуются, и спермий больше не способен активироваться. Кроме того, спермии, можно предполагать, отмирают в семеннике от накопления продуктов своего метаболизма.

Какое бы предположение в дальнейшем ни оказалось правильным, сейчас можно констатировать, что зрелая сперма сельди может жить в самце, повидимому, около 15 дней. Если удастся узнать, какие условия пребывания зрелой спермы в самце, то будет легко создать рецепт длительного хранения спермы. Стерильность хранения, повидимому, есть наиболее важное условие.

В дальнейшем желательно более систематично проследить это биологически важное явление. Отмирает ли невыметанная сперма или же такие самцы с малоподвижной спермой приходят на нерест? Что это явление, нормальное для данного вида или патологическое? Как широко распространено это явление среди волжской сельди и среди других рыб? Наблюдается ли подобное явление и среди самок? Все эти вопросы и ряд других, связанных с этим явлением, встают на повестке дня. Кроме общебиологического интереса, эти вопросы привлекают с чисто практической стороны, так как знание их диктуется плановым хозяйством рыбоводства.

Выводы

Проведено исследование выживаемости спермы волжской сельди (Caspialosa volgensis) при разных внешних условиях.

1. Спермии, взятые от живого самца, без прибавления воды не обладают движением (инактивны). После прибавления воды или водных (неядовитых) растворов сперма активируется. Спермии имеют энергичное поступательное движение.

2. Активность спермиев быстро прекращается после активации. Переход активного состояния в инактивное (смерть) совершается не одновременно для всех спермиев, а постепенно. Отмирание актив-

ной спермы выражается S-образной кривой; через 40 секунд после активации отмирает 50% всех спермиев, через одну минуту отмирает 80%. Только в первые 15 секунд (в среднем) после активации двигаются все спермии (100%).

3. Отдельные экземпляры сперматозоидов в некоторых случаях двигаются еще 40 минут после активации.

4. Сперма в мертвом самце сохраняет свою жизнеспособность в течение первых 10 минут (в среднем). После 10 минут наступает быстрое отмирание (не способна активироваться волжской водой).

5. Сперма сохраняет свою жизнеспособность в инактивном состоянии (до активации) гораздо дольше, чем в активном. При температуре 26±1° инактивная сперма сохраняется в течение нескольких часов (50% жизнеспособных спермиев сохраняется 1 сутки, а отдельные еще дольше).

6. В атмосфере CO_2 инактивная сперма сохраняет свою жизнеспособность так же, как и в атмосфере воздуха (исследовано в течение 7 часов).

7. Из исследованных катионов (Na, K, Ca) K-ион действует наиболее губительно. Сперма (активная) волжской сельди переносит значительный размах изменений осмотического давления среды (100-кратное). Активность спермы в растворах Рингера и в его модификациях не меньше, чем в волжской воде.

8. При смешивании инактивной спермы от нескольких самцов (7 штук) C. volgensis сохраняемость жизнеспособности спермы не уменьшается по сравнению с сохраняемостью спермы от одного самца.

9. С понижением температуры сохраняемость жизнеспособной спермы удлиняется не пропорционально величине понижения. Оптимальная температура сохраняемости отмечается между 10 и 15°.

10. Некоторые самцы (10%), выловленные в конце нерестового периода, имеют текучую молоку с совершенно не активирующимися спермиями. Только 43% самцов (от 39 исследованных) дают сперму с массовым движением сперматозоидов при активации.

В заключение выражаю глубокую благодарность проф. С. Н. Скадовскому за указания и советы относительно методики исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд И. Н., К биологии каспийской сельди пузанка C. caspia Eichu, Труды каспийской экспедиции 1904 г., т. I, 1907.—2. Арнольд И. Н., Опыты Казанского отдела импер. Росс. о-ва рыбоводства и рыболовства по искусственному оплодотворению икры стерляди в 1911—1914 гг., Вестник рыбопромышленности, в. 1 и 2, 1915.—3. Бахарева Е. П., О факторах, повышающих гибель икры сиговых рыб при искусственном разведении, Труды Западносибирск. отд. Вниорх., т. I, 1934.—4. Бородин, Вестник рыбопромышленности за 1898 г., 1898.—5. Cohn Edw., Studies in the physiology of Spermatozoa, Biol. Bulletin, 34, 1918.—6. Евтюхин А. В., Искусственное разведение карповых, окуневых, осетровых, лососевых рыб, Коиз, 1933.—7. Gaschott Otto, Beiträge zur Reizphysiologie des Forellenspermas I und II, Archiv f. Hydrobiologie, Supplem. Bd. IV, Lief. 3, 441—78, 1925.—8. Gellhorn E., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Spermatozoen, Pflügers Archiv, I Mitt., 185, 1920; II Mitt., 193, 1922; IV—V Mitt., 216, 1927.—9. Grave B. H. and Downing R., The longevity and swimming ability of spermatozoa, Journ. Exp. Zoolog., 51, 383, 1928.—10. Godlewski Emil, 1926. Problem der Entwicklungserregung, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XIV, Erster Teil.—11. Gray J. 1920. The relation of the animal cell to electrolytes. I. A physiological study of the Egg of the Trout, Journ. of Physiology, 53.—12. Hartman C., On the survival of spermatozoa in the female genital tract ot the bat, Quart. Rev. Biol., 8 185, 1933.—13. Haempel O., Fische. I. Allgemeine anatomisch-physiologische Uebersicht, Hilzheimer-Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, Stuttgart, 1913.—14. Ivanow E., Zur Frage der Energetik der Spermatozoenbewegung, Ztschr. f. Zuchtung, Reihe B., Bd. 20, H. 3, 1931.—15. Keller R., Biochemie der Spermatozoen und Eizellen, Biochem. Ztschr., 257, H. 1/3, 1933.—16. Леб Жак, Организм как целое.—17. Лилли, Проблемы оплодотворения.—18. Мейергоф О., Химическая динамика жизненных явлений, ГИЗ, 1926.—19. Мейергоф О., Термо-

динамика жизненных процессов, ГИЗ, 1928.—20. Mrzic W., Die Spotbefruchtung und deren Einfluss auf Entwicklung und Geschlechtsbildung usw., Archiv f. Entw.-Mechanik, 98, 1923.—21. Redenz E., Ueber den Spaltungsstoffwechsel der Säugetierspermatozoen im Zusammenhang mit der Beweglichkeit, Biochem. Ztschr., 257, H. 1/3, 1933.—22. Scheuring L., Biologische und physiologische Untersuchungen an Forellensperma, Archiv f. Hydrobiologie, Suppl., Bd. 4, Lief. 2., 1925.—23. Schlenk W. und Kahmann H., Ein Verfahren zur Messung der Spermatozoenbewegung, Pflügers Archiv, Bd. 236, H. 3, 1935.—24. Шокальский Ю. М., Физическая океанография, 1933.—25. Stendel H. 1926, Physikalische und chemische Eigenschaften des Spermas und der Eisubstanzen, nebst Umbau von Körperorganen in Generationsorgane, Bethe, Bergmann Embden, Handb. d. norm. und patholog. Physiologie, Bd. XIV, Erster Teil, 1926.—26. Warburg O., Notizen zur Entwicklungsphysiologie des Seeigeleies, Pflügers Archiv, 160, 1935.—27. Wiesner E. R., Untersuchungen über die künstliche Erbrütung von Bachforelleneiern, die von verschiedenen Eltern abstammen und die teichwirtschaftliche Weiterzucht der aus ihnen gewonnenen Brut bis zum einsommerigen Satzfisch, Ztschr. f. Fischerei, 32, H. 11, 1934.

THE SURVIVAL CAPACITY OF SPERM IN THE VOLGA HERRING (CASPIALOSA VOLGENSIS) UNDER VARIOUS EXTERNAL CONDITIONS

by N. S. Stroganov

Laboratory of Hydrobiology and Physicochemical Biology, Institute of Zoology, Moscow State University, and Fish Culture Laboratory VNIRO, Moscow

By using methods of percentage count of dead (or living) spermatozoa, employed by Gellhorn und others, investigations have been carried out with the purpose of elucidating the effect of diverse factors (t°, CO_2, different salts, osmotic pressure and some others) on the duration of the active condition of spermatozoa and the vitality of inactive sperm for a further utilisation of the data obtained in the practice of artificial herring culture.

The results obtained may be formulated as follows:

1. The spermatozoa are activated only on the addition of water or water (non-toxic) solutions. The activity of the herring spermatozoa (progressive or vibratile movement) ceases soon after activation. The dying off of the active sperm (inactivation) is expreessed by a S-shaped curve. In 40 seconds after activation, 50 per cent of all the spermatozoa die off; in 1 minute, 80 per cent perish. Only during the first 15 seconds (on an average) all the spermatozoa are seen to move. In some cases separate spermatozoa can still move for 40 minutes after activation.

2. The spermatozoa retain their viability in an inactive state (before activation) for a much longer space of time than in an active one. The greatest duration of their life is observed at 13—14° C. Inactive sperm, kept at this temperature, was able to fertilise 60 per cent of ripe eggs during 31 hours 40 minutes.

3. In a dead male the sperm retains its viability in the course of the first 10 minutes (on an average), after which a rapid destruction of spermatozoa takes place. The sperm perishes in 1 hour after the male's death.

4. In the atmosphere of CO_2 non-activated sperm remains alive as long in the atmosphere of the air (observed for 7 hours).

5. Ion-K exerts a more destructive influence on the movement of spermatozoa than ions of Na and Ca. The active sperm of the Volga herring is able to withstand a 100-fold change of osmotic pressure. The activity of spermatozoa in Ringer solution as well in its modifications is not lees than in the water of the Volga.

6. In mixing up the non-activated sperm of several C. volgensis males, the preservation of the spermatozoon activity diminishes as compared with that of the sperm from one male.

7. At the end of the spawning season there appear males with fluid milt, but with spermatozoa lending themselves to activation to a very small degree only (10 per cent of males had sperm wholly unable to be activated).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ СОСТАВА ПИЩИ СОБОЛЯ (MARTES ZIBELLINA L.) СЕВЕРНОГО УРАЛА

В. В. Раевский

Из Уральской зональной научно-исследовательской охотопромысловой станции Союззаготпушнины

В нашей зоологической литературе мало еще до настоящего времени работ, посвященных детальному изучению питания главнейших промысловых зверей. В частности, вопросам питания соболя посвящены лишь две работы—Дулькейта и Калабухова-Фолитарека-Чепцовой. Первая работа относится к соболю Шантарских островов, вторая — к соболю Прибайкалья. В остальных частях обширного ареала соболя вопрос питания этого зверька остался неизученным. Восполнить этот пробел в отношении соболя Северного Урала тем более интересно, что Северный Урал — крайняя северо-западная часть области распространения этого ценнейшего пушного вида.

По предложению Уральской зональной станции Союззаготпушнины автор провел работу по анализу содержимого желудков соболей, собранных биопунктом станции, работавшим в 1931—1933 гг. при Североуральском заповеднике и его ближайших окрестностях.

Автор приносит благодарность Вас. Вл. Васильеву за помощь и участие при подчас трудных полевых работах в заповеднике и С. А. Куклину, руководившему камеральной обработкой материалов.

Несколько слов о Североуральском заповеднике — месте сбора материалов. Расположенный в Березовском районе Остяко-Вогульского национального округа на верховьях реки Малой Сосьвы (впадает в реку Большая Сосьва, левый приток реки Оби) и Конды (левый приток реки Иртыша), заповедник организован в 1937 г. для охраны соболей и заповедания территории, сохранившей в себе многочисленные поселения речных бобров. Обширные водораздельные болота и питаемые ими мелкие речки и ручьи, текущие одни на север — в бассейн реки Малой Сосьвы, другие на юг — в бассейн реки Конды, оказались одним общим центром, куда стягивались сокращавшиеся ареалы двух ранее широко распространенных видов. Катастрофическое истребление соболей и бобров было во-время приостановлено, и теперь мы видим плоды организации заповедника — в нем повышается число бобров, он густо насыщен соболем, он стал резерватом для обширной зоны Кондино-Сосьвенского охотсовхоза, расположенного кольцом вокруг заповедника. Рано еще говорить о начавшемся обратном процессе отвоевывания ареалов, ранее населенных соболем и бобром (соболь имеет к этому определенную тенденцию), однако с уверенностью можно сказать, что в результате проведенных мероприятий два ценных пушных вида сохранены на Урале от гибели и в этом главную роль сыграл и играет Североуральский заповедник.

На территории заповедника соболь встречается в следующих местообитаниях.

Стации. Наиболее типичной стацией соболя считается рамовый кедровник Cembretum sphagnosum.

Меньшую роль играет, быть может, из-за меньшей занимаемой площади островной кедровник Cembretum polytrichosum. Однако ничуть не в меньшем числе соболь встречается на гарях тех же кедровников. Если кедровники—первичная стация соболя, то гари—его излюбленное местообитание из числа вторичных, производных. Предпочтение явно отдается гарям возраста 11—15 лет, где обгорелые пни больших деревьев—кедров и елей—после прошедших бурь повалились, но еще не сгнили, где хаотическое нагромождение древесных стволов и буйная поросль между ними молодых елей и берез создают трудно проходимые места. В условиях охотсовхоза эти две стации, кедровники и гари, предоставляют соболю, кроме корма, еще и надежные убежища. В кедровниках защитой соболю служат дупла и сама густота крон деревьев, на гарях — пни и сама непроходимость таких «ломных» мест для охотников.

Все стации заповедника, кроме сфагновых болот, многочисленные соболи, не тревожимые здесь человеком, населяют в количествах, пропорциональных их кормовым ресурсам.

Материал. Нами исследовано содержимое желудков 60 соболей и 1 кидуса[1] из следующих пунктов. Соболи, добытые в декабре 1931 г.: вершина реки Як-еган, Кондо-Сосьвенский охотсовхоз — 3 экземпляра; промысловый тес Хонтанта-юш, Североуральский заповедник (добыты при проведении количественного учета) — 7 экземпляров. Соболи, добытые в январе — феврале — марте 1932 г.: вершина реки Як-еган, реки Большой и Малой Вошлен-еган, промысловый тес Улаин-юш, Кондо-Сосьвенский охотсовхоз—7 экземпляров; ноябрь 1932 г.: Лорба близ села Кеушек на реке Оби—1 экземпляр, Северная гора близ села Кеушек—1 экземпляр—кидус. Соболи, добытые в ноябре—декабре 1933 г.: учетные кварталы в заповеднике (район верховьев реки Ем-еган) и вершина реки Конды, Североуральский заповедник (добыты при проведении количественного учета) — 39 экземпляров; вершина реки Конды, промысловый тес Улаин-юш, Кондо-Сосьвенский охотсовхоз — 3 экземпляра. Сборщики: 1931—1932 гг.— М. П. Тарунин, 1933 г. — В. В. Раевский.

Методика анализа содержимого желудков. Консервированные 4% раствором формалина желудки соболей в большинстве своем не надрезаны (что, как показал наш опыт, нисколько не отзывается на фиксации содержимого и предохраняет его от выпадения из оболочки желудка). Каждый желудок снабжен отдельной этикеткой. Содержимое желудков разбирается с прибавлением в нужных случаях спирта. Отдельно помещаются в посуду со спиртом остатки млекопитающих, птиц, кедровые орехи и прочие остатки.

Определение позвоночных произведено автором в большинстве случаев путем непосредственного сравнения с экземплярами зверей и птиц, происходящими из заповедника. Определения растительных остатков принадлежат Е. Симоновой (Свердловск).

Результаты анализа содержимого желудков. При изучении питания соболя могут быть поставлены два вопроса: 1) что встречается в желудках и 2) что из этого содержимого является действительно пищей соболя. На эти вопросы мы даем следующие ответы.

Отвечая на первый вопрос мы просто перечисляем встреченные виды животных и растений в систематическом порядке, причем для составления этого списка мы использовали и свои записи, сделанные во время вскрытия кишечников соболей (содержимое кишечника не сохранялось).

Необходимо отметить, что в нижеследующей таблице в графе «количество» число особей животных, послуживших в каждом случие пищей соболя, скорее преуменьшено, чем преувеличено. Бесспорно, что при нахождении в одном желудке трех голов одного вида полевок они принадлежат трем отдельным особям. При нахождении же в одном желудке трех задних конечностей одного и того же вида полевок, скажем, двух правых и одной левой, они могут принадлежать и двум, и трем особям. Мы всегда брали минимальную

---

[1] Кидус — помесь соболя и лесной куницы.

Таблица 1

№ по порядку	Вид пищи	В скольких желудках	В количестве: всего	В количестве: в одном желудке	Найденные части
1	Красная полевка Evotomys rutilus	5	11	1—6	Все части тела
2	Рыжая полевка неопределенная Evotomys sp.	29	35	1—2	» » »
3	Полевка неопределенная Microtus sp.	10	10	1	» » »
4	Мышевка лесная Sicista montana	1	1	1	» » »
5	Белка Sciurus vulgaris	4	4	1	» » »
6	Землеройка обыкновенная Sorex araneus	1	1	1	» » »
7	Землеройка неопределенная Sorex sp.	6	6	1	» » »
8	Млекопитающее неопределенное Mammalia gen. sp.	4	4	1	Волосы
9	Щур Pinicola enucleator	1	1	1	Кроющие перья
10	Глухарка Tetrao urogallus ♀	3	3	1	Перья, мышцы, части ног
11	Тетерка Lyrurus tetrix ♀	3	3	1	Перья, мышцы
12	Рябчик Tetrastes bonasia	2	2	1	Перья, мышцы, части ног
13	Птица неопределенная Aves gen. sp.	6	6	1	Перья, очины
14	Ящерица живородящая Lacerta vivipara	1	1	1	Целиком
15	Жук неопределенный Coleoptera gen. sp.	1	1	1	Надкрылья
16	Насекомое неопределенное Insecta gen. sp.	3	3	1	Фасетки, кокон
17	Кедр Pinus sibirica	31	Свыше 640	1—132	Семена
18	Сосна Pinus sylvestris	6	7	1—3	Хвоя, куски древесины
19	Пихта Abies sibirica	5	6	1—3	Хвоя
20	Ель Picea obovata				
21	Хвойное неопределенное Coniferae	28	209	1—34	Хвоя, куски древесин
	gen. sp.	1	1	1	Корешок
22	Злак неопределенный Graminae gen. sp.	10	14	1—3	Куски стебля, куски листьев
23	Береза Betula sp.	5	7	1—3	Мужские сережки
24	Брусника Vaccinium vitis idaea	4	4	1	Листья
25	Черника Vaccinium myrtillus	7	18	1—6	Ягоды, стебель, листья, ветки
26	Мох Sphagnun sp.	12	24	1—5	Стебли
27	Мох Polytrichum sp.	7	11	1—3	Стебли
28	Мох Pleurozium schreiberi	12	66	1—13	Ветки, стебли
29	Мох Pleurozium sp.	9	48	1—12	Стебли
30	Мох Mnium sp.	1	1	1	Ветки
31	Мох Dickanum undulatum	1	3	3	Стебли
32	Мох Phascum sp.	1	1	1	Стебель

цифру, в данном случае две особи. То же и в случае нахождения в желудке лишь массы клочьев шерсти или отдельных волос или перьев. В таких случаях мы принимали, что съедена лишь одна особь каждого обнаруженного вида. Количество кедрового ореха, указанное в пересчете на целые орехи, установлено нами, исходя из того, что вес скорлупы одного ореха равен 0,1183 г[1] и что скорлупа в желудке соболя, по нашим наблюдениям, не подвергается сколько-нибудь значительному перевариванию.

[1] Вес целого кедрового ореха — 0,2483 г, зерна — 0,1300 г. Данные любезно сообщены нам Г. И. Демидовым (Свердловск).

Сделаем добавление о питании соболя мясом крупных животных. Во время полевых исследований в районе охотсовхоза, непосредственно прилегающем к восточной границе заповедника, автор видел следы соболя, повадившегося ходить в лабаз (лесной амбар на высоких ножках), где хранилось мясо двух лосей. До прихода охотников, только по снегу вывезших заготовленное еще с осени лосиное мясо, хищник успел попортить немало лакомых частей туши.

Второй вопрос о роли того или иного корма в рационе соболя решается при просмотре вышеприведенной сводочной таблицы, из которой видно, что животная пища представлена млекопитающими и птицами: из первых — мышевидные грызуны и белки, из вторых — куриные. Неопределенные млекопитающие, судя по найденным волоскам, относятся к тем же мелким зверькам, неопределенные птицы, судя по крупным очинам перьев, — опять-таки скорее всего — куриные. Ящерица и остатки четырех насекомых — несомненно, результат случайных встреч зимующих под снегом особей. Среди растительных остатков — на первом месте кедровые орехи. Пищей еще, пожалуй, могут быть названы ягоды черники. Весь же остальной список хвоинок, кусочков стеблей злаков («травинки»), различных листьев и, наконец, шесть или семь видов мхов — не что иное, как неизбежный лесной мусор, поедаемый вместе с основной пищей, по нашим наблюдениям, чаще всего именно с кедровым орехом. Напрасно некоторые авторы причисляют эти элементы лесной подстилки к пище соболя. Длинный и однообразный список кусочков мха, хвои и т. д. сопровождает почти в каждом желудке кедровый орех. Это не пища, и нужно лишь удивляться аккуратности соболя, все же до минимума сокращающего поедания лесного мусора и выбирающего чистый орех. Сухой вес всех этих добавочных растительных остатков не превышает в одном желудке 0,185 г, в среднем же равен 0,038 г. Уже по одним этим цифрам можно судить о случайности этого вида «корма», за то же говорит и самый вид остатков.

При сопоставлении данных по питанию соболя за два разных промысловых периода получается следующая картина (табл. 2).

Таблица 2

	В скольких желудках из всех заполненных (в процентах)	
	1931—1932 гг.	1933 г.
Животная пища: мелкие млекопитающие, белки, птицы семейства куриных	100	95
Растительная пища: кедровый орех	0	78
ягоды черники	14	12
Лесная подстилка (растительный мусор)	29	88
Пустые желудки (процент от общего числа)	26	5

В сезон 1931—1932 гг. соболи питались исключительно животной пищей. В районе, где добыты наши экземпляры, был неурожай кедровых семян и ни в одном из исследованных желудков не обнаружено хотя бы следов этого вида корма[1]. Из других растительных остатков пищей могут быть названы только ягоды черники. Число мышевидных грызунов в этом сезоне доходит до восьми в одном желудке

[1] Соболь и кидус из окрестностей села Кеушек, добытые осенью 1932 г., включены сюда же, так как весь этот год был неурожайным для семян кедра.

(в среднем 2,6), в 3 случаях съедена белка. Обращает на себя внимание высокий процент (26%) пустых желудков — характерная особенность плотоядных животных.

Осенью 1933 г. соболи, добытые примерно в тех же местах, несколько реже едят животную пищу; максимальное количество мелких зверьков в одном желудке падает до 3 экземпляров (в среднем 1,4), один только раз встречена белка[1], резко сокращается процент (5%) пустых желудков. В то же время увеличивается процент желудков, в которых животные остатки представлены в виде задержавшихся отдельных волосков, вибрисс и тому подобных остатков, которые могут служить только для суждения о качественном составе пищи. На этом фоне выделяется большая частота встреч кедрового ореха, нередко поедаемого в значительных количествах и почти в каждом случае сопровождаемого лесным мусором. Отсюда и рост частоты встреч мусора почти втрое по сравнению с сезоном 1931—1932 гг.

Таким образом, кедровые орехи входят в рацион соболя в этом сезоне как основная пища наравне с животной. Хищник часто поедает оба рода пищи, растительную и животную, вместе — 18 случаев, или 45%.

Из других растительных остатков, могущих играть роль пищи, и в этом материале найдены ягоды черники, процент встреч которых в том и в другом сезоне почти одинаков.

Выводы

1. Главная пища соболя в течение промыслового (снегового) периода в условиях Северного Урала — это мелкие мышевидные и птицы семейства куриных.

2. Второе место занимают в годы урожая кедровые орехи.

3. Все остальные растительные остатки, за исключением ягод черники, в промысловый период пищей соболю не служат и поедаются случайно.

ON THE FOOD COMPOSITION OF THE SABLE (MARTES ZIBELLINA L.) OF THE NORTH URAL MOUNTAINS

by V. V. Raevsky

Conclusions

1. The sable staple food during the hunting (snow) period in the conditions of the North Ural Mountains consists of small mouse-like rodents and birds belonging to the family of Gallinacea.

2. In years of good crops the second place is occupied by cedar nuts.

3. All other remains with the exception of bilberries, do not serve as food to the sable in the course of the hunting season, being but casually eaten.

---

[1] Впрочем, в этот сезон белок было заметно меньше, чем в 1931—1932 гг. Количество мышевидных грызунов в лесу, к сожалению, не учитывалось.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ПРЕДПОЧИТАЕМОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕНОСТИ ВОДНЫМИ ЖИВОТНЫМИ

Л. К. Постникова

Из лаборатории экологии Научно-исследовательского института зоологии МГУ

Задачей изложенных ниже исследований является разработка методики изучения в лабораторных условиях предпочитаемой температуры и солености водными животными. Для понимания передвижений животных в природе необходимо иметь данные по воздействию точно регулированных факторов на поведение животных в лабораторных условиях. Мы считаем важным опубликовать эти предварительные данные в расчете на то, что описанные здесь методики позволят другим исследователям применить их в своей работе.

Изучение предпочитаемой температуры до сих пор широко проводилось лишь в работе с наземными животными (работы Herter).

Нами был сконструирован следующий аппарат для определения предпочитаемой температуры: к железной полосе толщиной 0,5 см, длиной 90 см, шириной 5 см была припаяна ванночка из луженой жести длиной 60 см, шириной 4 см и высотой 5 см. С одного конца к ней примыкала вторая ванночка, куда для охлаждения клался измельченный лед. С противоположной стороны оставшийся конец стержня в 15 см нагревался газовой грелкой. Таким образом, создавался температурный градиент от 10 до 27°.

После установления указанного градиента в прибор пускались пипеткой исследуемые объекты; в наших опытах: Daphnia magna—из комнатных культур (лаборатория гидробиологии МГУ), Cyclops sp.—и головастики Rana temporaria.

Всего в опыте было использовано 100 Daphnia (взрослых), 470 Cyclops sp. и 100 головастиков.

В каждый отдельный опыт бралось по 10 экземпляров. Обычно через 10 минут после помещения животных в прибор производилось измерение температуры и запись распределения животных по прибору. Измерения температуры производились водными термометрами, которые были распределены по прибору с интервалами в 15 см.

В случае нахождения животных в точках между термометрами температура этих точек вычислялась на основании графического интерполирования.

В результате поставленных опытов получены следующие ряды распределения.

Таблица 1

Название вида \ t°	10—12	12—14	14—15	16—18	18—20	20—22	22—24	24—26	26—28
Daphnia magna	—	—	—	—	61	14	12	8	5
Cyclops sp.	10	10	35	126	128	91	49	12	9
Головастики	—	—	—	26	37	17	7	12	1

На основании данных табл. 1 видно, что дафнии распределяются гуще всего в наиболее узких пределах—от 18 до 20°. Опыты показали, что наибольшая концентрация их лежит именно в этих пределах температуры, причем больше всего в зоне 19—19,5°. Несколько более растянутый ряд дают циклопы, их предел наиблагоприятнейшего обитания лежит между 16 и 22°. Такую же картину дают головастики.

Наш прибор легко было переделать в градиентный бак Шелфорда, устроив отверстие для оттока воды в середине в дне (с краном) и пуская с обоих концов воду различных концентраций.

Для опытов по испытанию солености бралась морская покупная соль и получались концентрации от 0,1 до 1%.

Объектом служили те же самые виды животных.

В каждом опыте бралось по 10 особей.

Каждый опыт из 18 приведенных в табл. 2 заключался в следующем. В аппарат с одного конца пускалась пресная вода, а с другого—одна из испытуемых концентраций раствора морской воды. Животные помещались в середину аппарата и через некоторое время отмечалось нахождение животных у того или другого конца прибора. Так, например, число 9 для дафнии под рубрикой 0,1% указывает на то, что из 10 дафний 9 устремились в конец прибора с соленостью 0,1% и только одна оказалась в противоположном конце прибора, куда поступала пресная вода. Для того чтобы исключить воздействие света (фототропизм) на поведение опытных животных, аппарат расположен был на столе параллельно окну.

В графах табл. 2 даны числа особей из 10, взятых в опыты, которые устремлялись к концу прибора с соответственной концентрацией морской соли.

Таблица 2

Название вида	Концентрация солености в процентах						Число опытов
	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	1,0	
Daphnia magna	9	7	8	5	1	3	6
Cyclops sp.	7	8	8	2	1	0	6
Головастики	10	5	8	10	6	2	6

Из данных табл. 2 видно, что ракообразные—дафния и циклоп—к солености от 0,1 до 0,3% проявляют положительный тропизм: из 10 экземпляров от 7 до 9 идут в направлении соленой струи.

С повышением концентрации до 0,4, 0,5% меняют поведение и начинают устремляться в сторону пресной воды.

Головастики проявляют ту же закономерность в смысле предпочтения слабо подсоленной воды пресной, начиная стремиться в пресную воду при больших концентрациях, чем ракообразные. Приводя эти данные как ориентировочные и иллюстрирующие методику, надо отметить факт предпочтения пресноводными организмами растворов морской воды слабой концентрации. Можно сопоставить это с данными голландских гидробиологов о пышном развитии пресноводных форм в солоновато-водных участках моря и данными лаборатории гидробиологии НИИЗ МГУ (проф. С. Н. Скадовский) о стимулирующем действии подсаливания пресной воды на рост молодых карпов.

CONTRIBUTION TO THE METHODS OF STUDYING THE PREFERENCE OF TEMPARETURE AND SALINITY IN AQUATIC ANIMALS

by L. K. Postnikova

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow

A gradient tank 90 cm long, 4 cm wide and 5 cm high was constructed with a bottom made of 0.5 cm thick iron bar, one end of which could be heated on a gas burner while the other one was provided with an ice chamber.

A temperature gradient between 10 and 27° C was obtained. Table 1 shows the distribution of Daphnia magna, Cyclops sp. and toadpoles of Rana temporaria along the temperature scale. The narrowest distribution is that of Daphnia magna. The same tank could be easely transformed into a Shelford's gradient tank for studying the preference to water of different composition. Water containing different concentrations of sea salt was compared with fresh water in regard to its action upon the above named animals.

The figures in table 2 show the number of animals out of 10 placed simultaneously into the tank, which were attracted by the solution of the given salt concentration. It is evident that all the animals studied have a pronounced preference to sea water of 0.1 to 0.3 per cent dilution while stronger concentrations compel them to move toward the end of the tank with the fresh water influx.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

К ИЗУЧЕНИЮ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕНОСТИ НА СКОРОСТЬ ДВИЖЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

В. С. Лукьянова

Из лаборатории экологии Научно-исследовательского института зоологии МГУ

Как известно, основными факторами внешней среды, определяющими существование водных животных, являются температура и соленость. Отсюда ясно, как важно изучить влияние температуры и солености на скорость движения водных организмов, включая сюда и рыб, миграция которых представляет собой и большой практический интерес. Можно думать, что, зная действие различных соленостей и температур на скорость передвижения отдельных видов, удастся получить возможность приближенно предсказывать скорость передвижения животных, например, косяков рыб, в водоемах при тех или иных гидрологических режимах. Я излагаю здесь предварительные опыты методического характера, имея в виду дальнейшую работу над морскими формами.

Рис. 1

Методика была такова: в плоском стеклянном сосуде (чашка Петри) помещались два толстых (3 мм) стекла с отшлифованными краями так, чтобы между ними образовался канал длиной в 8—9 см, шириной в 6—7 мм. Ширина канала может варьировать для разных организмов: так, например, мои эксперименты с коловраткой показали, что при еще более узком канале, чем для циклопа и дафнии, движение коловратки оказывается более прямолинейным и удобным для наблюдения. В канал сосуда, наполненный водой, помещалось опытное животное. Поверх одного из толстых стекол располагалась полоска миллиметровой бумаги (на 5 см), служившая шкалой для отсчета пути, пройденного организмом. Отсчет времени производился по секундомеру. Температура воды измерялась непосредственно в сосуде. Сам сосуд помещался в водяную ванну, подогретую или охлажденную до нужной температуры. Объектами для наблюдений послужили пресноводные ракообразные: молодые экземпляры дафнии (Daphnia magna) и циклопы (Cyclops sp.).

Надо сказать, что за циклопом значительно удобнее наблюдать, чем за дафнией, так как движение у циклопа более прямолинейно и с большим пробегом.

Исследования производились при следующих температурах: 15°, 17,5°, 20°, 25°, 27,5° и 30°. Результаты этих опытов представлены на графике (рис. 1). Как и следовало ожидать, обе кривые как для дафнии, так и для циклопа имеют сходный вид и показывают, что с повышением температуры воды скорость движения животного возрастает. Наблюдения при температуре 35° дали результаты, значительно менее надежные, чем при более низких температурах. При этой температуре организм не дает правильного передвижения, и оно приобретает весьма беспокойный и беспорядочный характер, так что наблюдения за ним становятся крайне затруднительными.

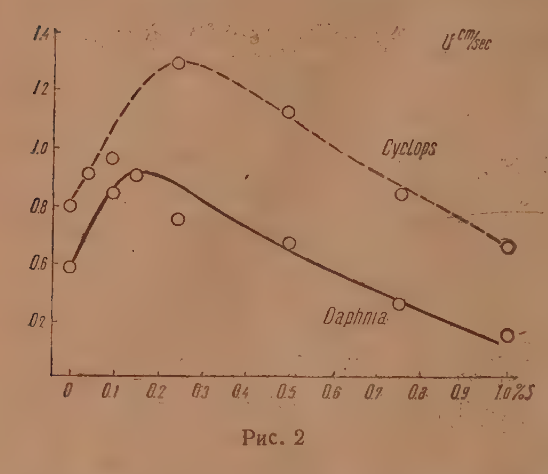


Рис. 2

Вода различной солености получалась путем растворения продажной морской соли. Соленость бралась нижеследующая: 0,1, 0,2, 0,5, 0,7 и 5 и 1%. На кривых (рис. 2) видно, что по мере увеличения концентрации соли в воде скорость движения растет до известного предела—0,2% для дафнии и 0,25% для циклопа. За этим пределом начинается зона, где соленость подавляет скорость движения. Наибольшую скорость дафния развивала при солености около 0,2%, а циклоп при 0,25% или около 0,3%. Интересно отметить стимуляционное действие небольших концентраций морской соли на темп движения этих пресноводных организмов.

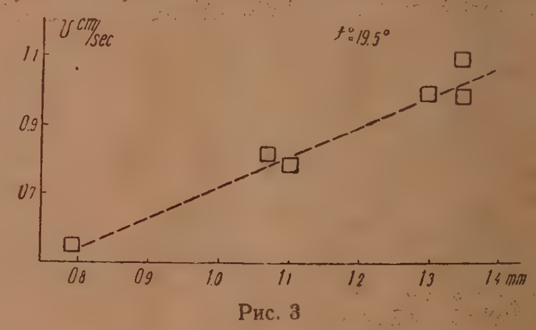


Рис. 3

В процессе производства этих опытов обнаружились разительные отличия в скорости животных различного размера их. Как и следовало ожидать по теоретическим соображениям В. Шулейкина и др[1]., увеличение размеров тела водного животного сопровождается увеличением максимальной скорости, доступной для него. На рис 3. графически изображена зависимость, полученная на основании моих опытов над циклопами различных размеров[2].

Правда, здесь зависимость получилась линейная в отличие от теоретической ожидаемой, которая должна быть параболической, но весьма возможно, что это объясняется лишь малым числом наблюдений и ограниченностью колебаний скоростей: при дальнейшем нарастании размеров тела животных кривая скорости, вероятно, стала бы несколько отклоняться к оси абсцисс.

---

[1] В. В. Шулейкин, В. С. Лукьянова и И. И. Стась, «Экспериментальное исследование мореходных свойств рыбы» (в печати).

[2] В промеры входили головогрудь (cephalotorax) и сегменты груди (thorax).

В заключение надо сказать, что в работе Foxon[1] приводятся цифры скоростей движения для некоторых личинок ракообразных, и данные эти, в частности, для личинок совершенно того же порядка, как и полученные мной для циклопа. Отсутствие указаний на размеры объектов, наблюдавшихся Фоксоном, сильно обесценивает его данные.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE INFLUENCE OF TEMPERATURE AND SALINITY UPON THE MOUVEMENT RATE IN FRESH-WATER ANIMALS

by V. Lukianova

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow

This is a preliminary report of an investigation devoted to the study of the movement rate of two fresh-water crustaceans: Daphnia magna and Cyclops sp. The animals were observed in a canal (6--7 mm wide and 6—7 cm long) made by two glass plates placed on the bottom of a Petri dish. Three factors were studied, namely, temperature, salinity and body size. Fig. 1 represents the relationship of the movement rate to different temperatures and Fig. 2 to different salinities. It can be seen that the rate of movement has an optimum coinciding with a moderate salinity of 0.1 and 0.2 per cent. There is also a close relation between the body size of the Cyclops sp. and its rate of movement, as shown on Fig. 3.

---

[1] Journ. marine biol. Assoc., vol. 19, 1934.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

НОВЫЕ ВИДЫ РОДОВ POECILIMON FISCH. FR. и ISOPHYA BRUNN. WAT. (FAM. TETTIGONIODEA — КУЗНЕЧИКОВЫЕ, SUBF. PHANEROPTERINAE) ФАУНЫ СССР

Э. Ф. Мирам (Ленинград)

Из Зоологического института Академии наук СССР

Богатый материал родов Poecilimon Eisch. Fr. и Isophya Brunn. Wat. Зоологического института Академии наук СССР собран нашими исследователями и экспедициями Академии наук за последние годы. Зоологический институт получил также ценный материал этих родов от проф. В. Ф. Болдырева (Москва) и от д-ра Б. П. Уварова. Кроме того, Зоологическому институту были предоставлены коллекции Зоологического музея Московского университета, Ереванского музея, а также и материалы Харьковского и Киевского университетов. При изучении нашего богатого материала оказалось необходимым для лучшего ознакомления с видами этой, еще слабо изученной группы нашей фауны получить для сравнения представителей (типы) из западной части Средиземноморья, представленных в коллекции Brunner Wattenwyl (Вена).

По установленному плану Зоологического института Академии наук СССР были изучены все материалы Зоологического института этой группы кузнечиковых по фауне СССР. В результате оказалось, что наша фауна по этим родам обогащается 14 новыми видами (5 видов рода Poecilimon и 9 видов рода Isophya). Из новых видов рода Poecilimon один описывается из Крыма, два—из Краснодарского края и два—из Закавказья; из новых видов рода Isophya один описывается из окрестностей Саратова, четыре — из Краснодарского края, три — из Закавказья и один — из Армении.

Появление описания фауны Tettigoniodea (кузнечиковые) СССР ввиду наличия столь еще мало изученной группы Orthoptera (прямокрылые), вероятно, потребует еще несколько лет, и я считаю целесообразным после обработки более или менее большой группы с родственно близко стоящими видами новые для науки виды опубликовать в очередной последовательности. Ниже описанные новые виды одновременно могут послужить основой к фауне Tettigoniodea СССР с той целью, чтобы они при составлении всей фауны кузнечиковых, при соблюдении родственной связи видов, в систематическом порядке были включены в общую сводку фауны Tettigoniodea СССР.

1. Poecilimon rammei sp. n.

♂ (тип) (рис. 1). Тело средней величины. Желто-коричневый с черным рисунком. Голова больше, чем у близко стоящего вида P. tshorochensis Adel., со светлой полоской по середине, которая тянется до заднего края переднеспинки. Теменной отросток длиннее своей ширины, у́же, чем первый членик усиков, слегка приподнят кверху, на конце округлый, сверху с глубокой продольной бороздой.

Передняя половина переднеспинки с перетяжкой, по середине со светлым пятном, ограниченным широкой черной полоской; задняя

часть переднеспинки красно-коричневая, к заднему краю сильно расширенная и приподнятая кверху, задний край по середине слегка выемчатый. Боковые лопасти желтые, в передней части с темными пятнами. Надкрылья немного короче и менее вздутые, чем у P. tshorochensis, едва достигают заднего края 4-го спинного полукольца брюшка. Ноги желтые, все голени сверху с черными продольными полосками.

Брюшко черное, блестящее, сверху с двумя узкими светлыми продольными полосками, рядом светлее окрашено и с черными точ-

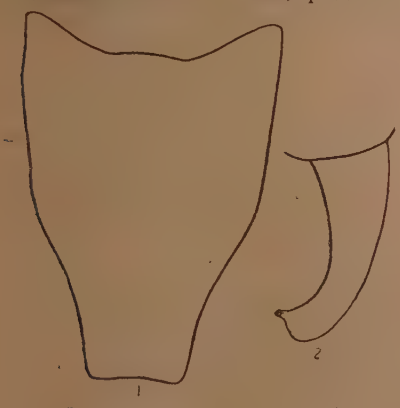


Рис. 1. P. rammei, тип ♂. *1*—субгенитальная пластинка, *2*—правая церка

Fig. 1. P. rammei, type ♂. *1*—subgenital plate; 2—right cercus

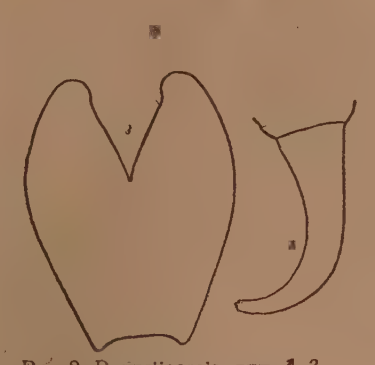


Рис. 2. P. variicercis, тип ♂. *3*—субгенитальная пластинка, *4*—правая церка

Fig. 2. P. variicercis, type ♂. *3*—subgenital plate; *4*—right cercus

ками. Генитальная пластинка светложелтая, узкая, к концу у́же, задний край только слабо выемчатый.

Церки до середины цилиндрические, за серединой, к концу, приплюснутые и загнутые внутрь, на вершине с широким черным зубцом.

♀ (аллотип). Голова и переднеспинка окрашены, как у ♂. Переднеспинка в задней части только слабо расширена и слабо приподнята кверху. Надкрылья едва заметны. Брюшко двуцветное, три первые сегмента желтые, с черными точками, последовательные сегменты окрашены, как у ♂. Генитальная пластинка широкая, по середине с острым килем, задний край по середине с маленькой глубокой выемкой. Яйцеклад широкий, у основания шире, на конце с обеих сторон с сильными зубцами; верхние створки с 11 зубцами, нижние — с 12.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	21	23
» переднеспинки	7	7,2
» надкрылий	8	0,8
» заднего бедра	16,9	16
» задней голени	18	18
» яйцеклада	—	8

Распространение: Артвинский район Батумск. обл., 28.V.1910. 3 ♂♂ 3 ♀♀ (В. В. Нестеров).

Этот новый вид по строению тела и также по географическому распространению очень близко стоит к P. tshorochensis. К сожалению,

для нового вида отсутствуют всякие экологические данные, которые бы способствовали более близкому ознакомлению с этими интересными видами. P. tshorachensis Adel. был найден в Артвинском районе на альпийских лугах на высоте около 3000 м.

2. Poecilimon variicercis sp. n.

♂ (тип) (рис. 2.). Тело средней величины, стройное. Окраска желтая, с черными продольными полосками. Голова сверху круглая, с большим черным пятном и со светлой узкой срединной полоской, с обеих сторон окружена черными точками. Теменной отросток большой, спереди тупой, сверху с широкой неглубокой бороздой.

Переднеспинка по всей длине почти одинаковой ширины, с неправильными черными боковыми полосками. Передний край прямой, задний — широко-выемчатый и заметно приподнятый, поэтому срединная часть переднеспинки короче, чем боковые лопасти; основная борозда широкая, черная, за основной бороздой с обеих сторон черный рисунок. Боковые лопасти светлые, с черным рисунком. Надкрылья темнокоричневые, с черными пятнами и грубыми жилками, немного длиннее первого спинного полукольца брюшка. Все бедра сверху с черными продольными полосками, задние, кроме того, с черной наружной продольной полоской.



Рис. 3. P. oligacanthus, тип ♂. *5*—субгенитальная пластинка, *6*—левая церка, *7*—правая церка

Fig. 3. P. oligacanthus, type ♂ *5*—subgenital plate; *6*—lunker cercus, *7*—right cercus



Рис. 4. P. djakonovi, тип ♂. *8*—субгенитальная пластинка, *9*—правая церка

Fig. 4. P. djakonovi, type ♂. *8*—subgenital plate; *9*—right cercus

Брюшко сверху двуцветное, все спинные полукольца брюшка у основания по середине черные, с узкой желтой линией вдоль черной срединной полоски, которая с обеих сторон окружена большими желтыми пятнами, к которым прилегают черные полоски, далее, ближе к нижней части брюшка, с черными точками, снизу желтое. Генитальная пластинка короткая с срединным и боковыми килями и прямым задним краем. Церки на конце не расширенные, у переднего края с 2—3 мелкими зубцами, у наружного края с 4—6 такими же зубцами.

♀ (аллотип). Окраска, как у ♂, но без черной окраски у основания спинных полуколец брюшка. Переднеспинка у заднего края слабо выемчатая и слабо приподнятая. Генитальная пластинка широкая, задний край по середине полукругло выступает. Яйцеклад сравнительно большой, широкий, светложелтый, в последней трети

приподнят кверху, верхние и нижние створки на конце с большими, не близко стоящими зубцами, верхние створки с 8 зубцами, нижние—с 12.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	22	25
» переднеспинки	4,5 (сверху по середине)	5,2
» надкрылий	2	1
» заднего бедра	16,9	16
» задней голени	17	19,5
» яйцеклада		9,3

Длина тела у паратипов ♂♂ 17—19, ♀♀ 19—22 мм.

Распространение: Кобан-Олор, Олтинский район, Карская область, 6.VIII.1910. 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип), 1 ♀, 1 ♂ (паратипы); Олор, Олтинский район, 7.VII.1910. 1 ♂; Панжурет, Олтинский район, 5.VII.1910. 2 ♂♂ (В. В. Нестеров).



Рис. 5. P. boldyrevi, тип ♂. *10*—субгенитальная пластинка, *11*—правая церка

Fig. 5. P. boldyrevi, type ♂. *10*—subgenital plate; *11*—right cercus



Рис. 6. I. boldyrevi, тип ♂. *12*—субгенитальная пластинка, *13*—правая церка

Fig. 6. I. boldyrevi, type ♂. *12*—subgenital plate; *13*—right cercus

Этот новый вид по строению переднеспинки близко стоит к P. rjabovi Uv., но по своим церкам, хотя они и слабо зубчатые, он относится к группе видов с зубчатыми церками.

3. Poecilimon oligacanthus sp. n.

♂ (тип) (рис. 3). Средней величины. Окраска темнокоричневая, с черными пятнами. Голова маленькая, с черными точками и двумя черными пятнами на затылке. Теменной отросток узкий, продолговатый, сверху со слабой продольной бороздой.

Переднеспинка в передней части с перетяжкой, с черной основной бороздой и черными мелкими точками; задняя часть переднеспинки сравнительно широкая и слабо приподнятая, с двумя широкими красно-черными блестящими продольными полосками, которые у заднего края соприкасаются. Задний край прямой; боковые лопасти желтоватые, блестящие. Надкрылья желтые, едва доходят до 2-го спинного полукольца брюшка. Задние бедра со сравнительно большими черными точками. Задние голени желтоватые, с черными шипами с наружной стороны и такими же шипами и черными точками с внутренней стороны.

Брюшко коричнево-желтое, спинные полукольца брюшка по середине с черным пятном. Субгенитальная пластинка узкая, задний край едва выемчатый. Церки стройные, к концу не расширенные, на конце черные с зубцом на вершине и двумя маленькими зубцами у наружного и внутреннего края, которые у левого церка слабее развиты.

♀ (аллотип). Окраска, как у ♂. Переднеспинка цилиндрическая, с черной основной бороздой. Надкрылья прикрытые. Генитальная пластинка сравнительно длинная и широкая, задний край округлый. Яйцеклад сравнительно короткий, узкий, у основания расширен, за серединой слабо приподнят кверху, с обеих сторон с зубцами, верхние створки с 8 зубцами, нижние—с 9.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	18	19
» переднеспинки	5	5,5
» надкрылий	5,8	—
» заднего бедра	15	15
» задней голени	15,5	16
» яйцеклада	—	6

Распространение: Тшунгуш, у Красной поляны, Краснодарский край, 15.IX.1926, 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип), 3 ♀♀ (паратипы) (А. Н. Бартенев).

Этот новый вид относится к группе с зубчатыми церками.

4. Poecilimon djakonovi sp. n.

♂ (тип) (рис. 4). Тело обыкновенного размера. Окраска коричнево-желтая. Голова округлая, с черными точками. Теменной отросток широкий, сильно направлен вперед, сверху плоский.

Переднеспинка сравнительно длинная, с глубокой черной основной бороздой; задняя часть переднеспинки широкая, сильно приподнятая, с двумя широкими, красноватыми продольными полосками,



Рис. 7. I. boldyrevi, аллотип ♀. *14*—субгенитальная пластинка

Fig. 7. I. boldyrevi, allotype, ♀. *14*—subgenital plate

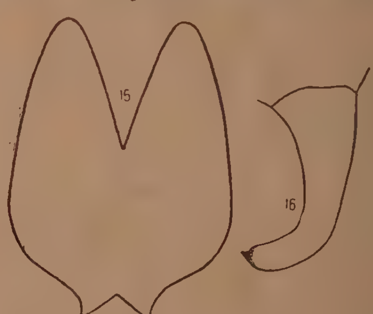


Рис. 8. I. zernovi, тип ♂. *15*—субгенитальная пластинка, *16*—правая церка

Fig. 8. I. zernovi, type ♂. *15*—subgenital plate; *16*—right cercus

задний край слабо выемчатый, передний край прямой. Боковые лопасти светлые, в передней части вдавленные, задний край округлый. Надкрылья желтые, широкие, с грубым жилкованием, заходят за вершину первого спинного полукольца брюшка. Задние бедра стройные, желтые, с черной пунктировкой. Задние голени сравнительно короткие. Брюшко желтое, со слабо выраженными темными пятнами. Субгенитальная пластинка большая и широкая, к заднему краю

только слабо выемчатая. Церки стройные, к концу только слабо утонченные, в последней трети слабо загнутые внутрь, к вершине не расширенные, у наружного края, кроме вершинного зубца, с 4—5 более мелкими черными зубцами, из которых некоторые только слабо развиты, на вершине внутреннего края сравнительно далеко от вершинного зубца наружного края, с большим, черным зубцом,

♀ (аллотип). Окраска, как у ♂. Переднеспинка только слабо приподнята. Надкрылья почти совершенно покрыты переднеспинкой. Задние бедра и задние голени немного длиннее, чем у ♂. Субгенитальная пластинка широкая, треугольная, у заднего края, по середине с маленьким бугорком. Яйцеклад сравнительно широкий, верхние и нижние створки в последней четверти снабжены черными короткими зубцами, верхние створки с 8 зубцами, нижние—с 10.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	16,5	18
» переднеспинки	5	5,2
» надкрылий	2	Не выступают
» заднего бедра	13,8	15
» задней голени	14	15
яйцеклада		7

Распространение: Река София 1900 м, приток Большого Зеленчука, Краснодарского края, VIII.1935, ♂ (тип), ♀ (аллотип), 3 ♂♂, 1 ♀ (паратип); субальпийская зона, с высокой травяной растительностью, богата цветами. У подножья горы Оштен, Краснодарский край, 2.IX.1937, 4 ♂♂, 2 ♀♀.

Собран зоологом Зоологического института Академии наук СССР д-ром А. М. Дьяконовым и назван в честь его.

Этот новый вид по строению церков относится к группе с своеобразно вооруженными церками. Эта видовая группа характеризуется своими далеко отстоящими друг от друга вершинными зубцами у внутреннего и наружного края на вершине церков. С Северного Кавказа эта видовая группа указывается впервые и своим присутствием далеко расширяет ареал распространения на Кавказе.

5. Poecilimon boldyrevi sp. n.

♂ (тип) (рис. 5). Средней величины. Окраска желтая с красноватыми пятнами и точками. Голова сравнительно широкая, желтая, с темной пунктировкой. Теменной отросток широкий, сверху с широкой бороздой, у вершины округлый.

Переднеспинка сравнительно большая, в передней части сильно суженная, в задней — расширенная и слабо приподнятая, передний край прямой, задний — почти прямой; в задней части с двумя широкими красновато-коричневыми продольными полосками. Боковые лопасти сравнительно узкие, светложелтые, задний край скошен. Надкрылья короткие, достигают заднего края первого спинного полукольца брюшка, почти до половины своей длины покрыты переднеспинкой, желтые, с темным срединным полем, задний край округленный. Задние бедра в основной половине сравнительно толстые, желтые, с темными точками. Задние голени тонкие и длинные, желтоватые. Брюшко желтое, сверху с темными точками, снизу желтое, спинные полукольца брюшка от 3 до 5 у основания темнокоричневые, последнее кольцо сравнительно широкое. Субгенитальная пластинка сравнительно большая и длинная, в основной части очень широкая, к заднему краю постепенно суживается; задний край слабо выемча-

тый, с треугольными выступающими боковыми лопастями. Церки сравнительно толстые, по всей длине одинаковой ширины, в последней четверти слабо загнуты внутрь, на конце немного расширенные, густо покрыты светложелтыми щетинками; у наружного края снабжены 13—14 сравнительно короткими, неправильными зубцами и с большим вершинным зубцом у наружного и внутреннего края, которые ясно выступают при рассматривании снизу.

♀ (аллотип). Светлее окрашена. Надкрылья не выступают. Субгенитальная пластинка широкая и сравнительно длинная, у заднего края по середине с маленьким полукруглым выступом. Яйцеклад



Рис. 9. I. nigrosinata, тип ♂. *17*— субгенитальная пластинка, *18*— правая церка
Fig. 9. I. nigrosinata, type ♂. *17*—subgenital plate, *18*—right cercus

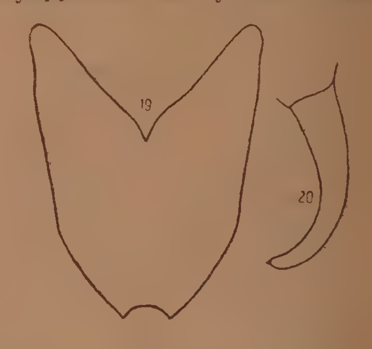


Рис. 10. I. pylnovi, тип ♂. *19*—субгенитальная пластинка, *20*—правая церка
Fig. 10. I. pylnovi, type ♂. *19*—subgenital plate, *20*—right cercus

сравнительно длинный, у основания немного расширен, на вершине сужен, верхние створки у конца с 7 сравнительно мелкими, заостренными зубцами и 4 бугорками вдоль поверхности; нижние створки с 9 зубцами и 3 бугорками у внутреннего края. Церки у основания очень широкие, к концу заостренные.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	16,5	19
» переднеспинки	5,8	4
» надкрылий	3	Не выступают
» заднего бедра	16	17,5
» задней голени	19,2	20
» яйцеклада		8,2

Распространение: Южный берег Крыма, близ Гаспры, в парке VII.1933. ♂ (тип), ♀ (аллотип), 2 ♂♂ (паратипы (проф. В. Ф. Болдырев).

Этот новый вид принадлежит к группе с большими вершинными зубцами у наружного и внутреннего краев церков, к которой относятся виды P. djakonovi, P. geoktschaicus, P. bidens и P. bosphoricus.

6. Isophya boldyrevi sp. n.

♂ (тип) (рис. 6). Средней величины, коренастый. Окраска зеленая, с темнокоричневыми точками. Голова светложелтая; теменной отросток широкий, по всей длине одинаковой ширины, на вершине слегка округлый, сверху с широкой бороздой.

Переднеспинка короткая, сзади умеренно приподнятая со светлыми боковыми полосками; задний край со слабой выемкой; боковые лопасти сравнительно узкие, передний и задний края округлые, ниж-

ний край слегка округлый. Надкрылья зеленые; костальное поле со светлой каймой. Задние бедра стройные, светлозеленые, наружные и внутренние кили снизу на конце с 2—6 маленькими шипами, задние голени светложелтые. Брюшко зеленоватое, с темными пятнами; задний край спинных полуколец брюшка оранжевый. Субгенитальная пластинка широкая, с глубоко выемчатым задним краем. Церки сравнительно толстые, в последней трети утонченные и загнутые внутрь, на вершине тупые, по середине с сильным черным зубцом.

♀ (аллотип). Окраска, как у ♂. Переднеспинка прямая, длиннее, чем у ♂, задний край прямой. Надкрылья окрашены, как у ♂. Субгенитальная пластинка (рис. 7) широкая; задний край по середине со сравнительно маленькой, глубокой, округлой выемкой.

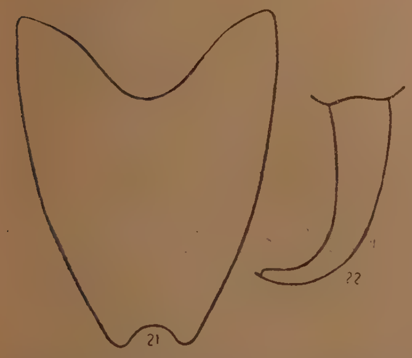


Рис. 11. I. gracilis, тип ♂. *21*—субгенитальная пластинка, *22*—правая церка

Fig. 11. I. gracilis, type ♂. *21*—subgenital plate, *22*—right cercus

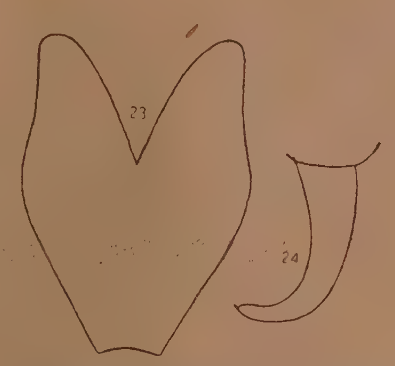


Рис. 12. I. vulgaris, тип ♂. *23*—субгенитальная пластинка, *24*—правая церка

Fig. 12. I. vulgarisi, type ♂. *23*—subgenital plate, *24*—right cercus

Яйцеклад длинный, зеленый, к концу загнут кверху, к вершине сужен; верхние створки снабжены 11 зубцами, нижние — с 10 большими и 3 маленькими зубцами.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	24,2	26
» переднеспинки	4,2	5,8
» надкрылий	4,5	2
» заднего бедра	17	19
» задней голени	16,8	18,9
» яйцеклада		12,5

Длина тела паратипов ♂♂ 21—24, ♀♀ 23—26 мм.

Распространение. Саратовский район, у деревни Большая Поливановка, на травах, у опушки леса, VI.1915, 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип), 4 ♂♂, 4 ♀♀ (паратипы) (проф. В. Ф. Болдырев). Паратипы сильно варииуют в окраске. Назван в честь известного биолога проф. В. Ф. Болдырева, который своими биологическими наблюдениями и сборами много способствовал изучению этой группы кузнечиковых.

Этот новый вид отличается особенным строением субгенитальной пластинки ♀. Среди так трудно определимых ♀♀ видов рода Isophya СССР это единственный вид, который как исключение характеризуется главным образом ♀.

7. Isophya zernovi sp. n.

♂ (тип) (рис. 8). Средней величины. Окраска коричневая. Голова сравнительно маленькая, желтая, сверху густо покрыта черными точками, со светлыми полосками посередине и также у глаз. Теменной отросток у основания широкий, к концу слабо суженный, на вершине округлый, сверху с глубокой бороздой,

Переднеспинка широкая, за основной бороздой слабо приподнятая кверху, по середине с узкой, желтой линией и сравнительно широкими, желтыми боковыми полосками; задний край слабо приподнят; передний край прямой; боковые лопасти с округлым задним краем. Надкрылья темнокоричневые, со светлым костальным и суб-

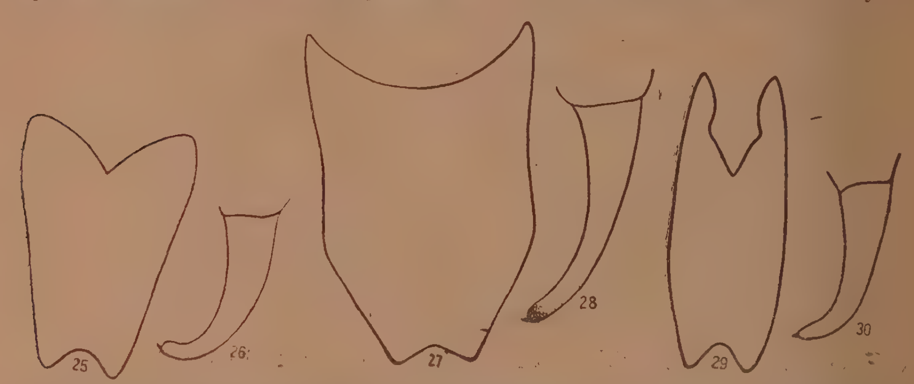


Рис. 13. I. schaposchnikovi, тип ♂. *25*—субгенитальная пластинка, *26*—правая церка

Fig. 13. — I. shaposhnikovi, type ♂. *25*—subgenital plate; *26*—right cercus

Рис. 14. I. stschelkanovzevi, тип ♂. *27*—субгенитальная пластинка, *28*—правая церка

Fig. 14. I. stschelkanovzevi, type ♂. *27*—subgenital plate; *28*—right cercus

Рис. 15. I. armena, тип ♂. *29*— субгенитальная пластинка, *30* — правая церка

Fig. 15. I. armena, type ♂. *29* — subgenital plate, *30*—right cercus

костальным полем. Задние бедра стройные, желто-коричневые с темнокоричневыми точками и более светлыми пятнами. Задние голени длинные, тонкие, темнокоричневые. Брюшко желтое, с черными продольными полосками. Генитальная пластинка у основания очень широкая, к вершине суженная, задний край округловыемчатый. Церки толстые, у основания очень толстые, в последней четверти сильно загнутые внутрь; вершина тупая, у наружного края с широким, на вершине заостренным, черным зубцом.

♀ (аллотип). Несколько больше ♂. Окраска менее выражена чем у ♂. Переднеспинка по всей длине широкая, задний край прилегает. Генитальная пластинка широкая, задний край выступает в виде широкого треугольника. Яйцеклад короткий, у основания широкий, по всей длине загнут кверху. В остальном, как у ♂.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	22,2	32,2
» переднеспинки	4,5	5
» надкрылий	4,2	2
» заднего бедра	19,2	19,4
» задней голени	19,5	21
Яйцеклада	—	6,5

Распространение: Батуми 20.V.1910 ♂ (тип), ♀ (аллотип); паратипы: Артвин у Батуми 9.V.1910, 1 ♀ Гуржаны, у Батуми 26.V.1910, 3 ♂♂ горы Варагханский хребет, Артвинский район 19.VII.1909,

1 ♂ деревня Опиза-Порта, Артвинский район 20.VII.1909, 2 ♂♂ (Ф. В. Нестеров).

Паратипы из Гуржаны не обладают такой красивой окраской на поверхности брюшка, как у типа, узор у них более или менее стертый.

Назван в честь директора Зоологического института Академии наук СССР акад. С. А. Зернова.

Этот вид своей внешностью не похож ни на один уже известных видов, но он принадлежит к группе видов с коротким яйцекладом, который в сравнении с величиной тела очень короток. Отличается от других видов коренастым телом и красивой бархатистой окраской; ♂ отличается своими толстыми церками.

8. Isophya nigrosignata sp. n. ♂

♂ (тип) (рис. 9). Несколько меньше чем средней величины. Окраска красно-коричневая, с черными пятнами. Голова одноцветная, желтая. Теменной отросток у основания широкий, ближе к концу сужен, на вершине округлый, сверху со слабой бороздой.

Переднеспинка короткая, широкая, за основной бороздой приподнятая, с черноватыми боковыми полосками и красноватой широкой полоской у заднего края; боковые лопасти широкие, в передней части вдавленные; передний и задний края округленные. Надкрылья темнокоричневые, с грубым красноватым жилкованием; задний край округлый. Задние бедра желтые, снаружи с черной продольной полоской, внутри только у основания с черным пятном. Задние голени желтые.

Брюшко сверху коричневое, с черными расплывчатыми пятнами; брюшные полукольца брюшка связаны черной мембраной. Генитальная пластинка сильно выпуклая, широкая, к концу суженная, задний край слабо выемчатый. Церки сравнительно толстые, к концу утонченные, на конце тонкие, черные, у вершины тупые, с большим черным зубцом у наружного края. ♀ неизвестна.

	♂ (тип) в мм
Длина тела	18,1
» переднеспинки	3,1
» надкрылий	5,2
» заднего бедра	14,9
» задней голени	16

Распространение. Боржоми (Закавказье), VIII.1912, 1 ♂ (тип). Коллекция Харьковского университета.

9. Isophya pylnovi sp. n.

♂ (тип) (рис. 10). Несколько меньше чем средней величины. Окраска зеленая, местами светло- или желто-зеленая. Голова желтая, с черной пунктировкой.

Переднеспинка стройная, с загнутыми внутрь черными продольными полосками; боковые лопасти широкие, передний край округлый, задний край скошен. Надкрылья желтоватые; субкостальное поле и радиальная жилка темнокрасные. Задние бедра тонкие, светложелтые, с темной пунктировкой. Задние голени очень тонкие, красные.

Брюшко зелено-желтое, сверху посередине с широкой продольной полоской и красноватой пунктировкой, далее к краю с черной продольной полоской, снизу светлозеленое. Генитальная пластинка широкая, на вершине суженная, задний край слабо выемчатый.

Церки небольшие, тонкие, постепенно утончающиеся к вершине, за серединой загнуты внутрь, на вершине, у наружного края с продолговатым, черным зубцом.

♀ (аллотип). Голова желтая, с темной пунктировкой. Переднеспинка со слабо продольной полоской по середине. Надкрылья зелено-желтые.

Брюшко светложелтое, с темной пунктировкой. Генитальная пластинка широкая, у заднего края треугольно выступает. Яйцеклад зеленый, сильно приподнят кверху, у основания широкий, верхние створки с 6, нижние с 4 зубцами.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	20	22
» переднеспинки	3,1	4,1
» надкрылий	3,1	2
» заднего бедра	14,5	14,5
» задней голени	14,5	14,5
» яйцеклада		6

Распространение: 40 км к югу от Туапсе, Краснодарский край, на лугах близ моря, 26.V.1917, 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип); у Туапсе, деревня Макопсе, на лугах у моря, VI.1917, 3 ♂♂, 3 ♀♀ (паратипы) (проф. В. Ф. Болдырев).

Этот вид в 1917 г. был определен проф. Болдыревым как новый вид, но до сих пор остался не описанным; ближе всего он стоит к P. gracilis sp. n. из Краснодарского края.

10 Isophya gracilis sp. n.

♂ (тип) (рис. 11). Средней величины, стройный. Окраска светлозеленая, с темнозелеными полосками и точками. Голова желтая, с черной пунктировкой. Теменной отросток узкий, у основания слабо приплюснут, на вершине округло выпуклый.

Переднеспинка по середине с перетяжкой, передний и задний края прямые, с черной основной бороздой, темными боковыми полосками и темными поперечными полосками у переднего и заднего краев; боковые лопасти сравнительно широкие, желтоватые, передний край угловатый, задний — округлый. Надкрылья зелено-желтые, с темным костальным полем и темнокрасной костальной жилкой. Задние бедра зеленые, с черной пунктировкой и черными нижними килями. Задние голени сверху темнокрасные, снизу светлозеленые.

Брюшко сверху и снизу светлозеленое, сверху, по середине, с широкой темнозеленой продольной полоской, рядом с обеих сторон с узкими светлыми и черными полосками и черными точками. Генитальная пластинка в основной половине сравнительно широкая, к концу суженная; задний край с неглубокой широкой выемкой. Церки стройные, в последней четверти тонкие и сильно загнуты внутрь, с сильным, сравнительно длинным, острым зубцом на вершине наружного края.

♀ (аллотип). Светлозеленая, с темными пятнами и темными полосками. Переднеспинка прямая, окрашена, как у ♂. Надкрылья желтоватые, с красноватыми расплывчатыми пятнами. Генитальная пластинка широкая, задний край треугольно выступает. Яйцеклад короткий, желтоватый, с черными продольными полосками; верхние створки снабжены 8, нижние — 6 сравнительно большими, острыми зубцами.

Распространение: Верхнее течение р. Холодной, хребет Пшекиш, субальпийская зона, 1 800—2 000 м, Краснодарский край, 31.VII.1935,

1 ♂ (тип) (Теплова). От Абадзеша до Фишта субальпийская зона, Краснодарский край, IX.1937, 1 ♀ (аллотип) и 3 ♂♂ 2 ♀♀ (паратипы), Пойманы зоологом Зоологического института д-ром А. М. Дьяконовым. Этот новый вид близко стоит к P. pylnovi sp. n. ♂; отличается своими более длинными надкрыльями и церками; ♀ отличается субгенитальной пластинкой и яйцекладом.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	20	21
» переднеспинки	4	5
» надкрылий	6	3,2
» заднего бедра	15,3	15,2
» задней голени	17	17
» яйцеклада		6,5

11. Isophya vulgaris sp. n.

♂ (тип) (рис. 12). Средней величины. Окраска зеленоватая. Голова желтая, одноцветная или с темной пунктировкой. Теменной отросток по всей длине одинаковой ширины, на вершине округлый, сверху с глубокой бороздой.

Переднеспинка почти квадратная, в задней части с красноватыми продольными полосками, у заднего края слабо приподнятая. Боковые лопасти широкие, передний край угловатый, задний скошен, нижний прямой. Надкрылья зеленые. Задние бедра стройные, желтоватые, снаружи темнее окрашены. Задние голени тонкие, светложелтые.

Брюшко желтоватое, с темными пятнами. Генитальная пластинка в основной части широкая, к концу суженная, со слабой выемкой. Церки сравнительно тонкие, у основания незначительно утолщенные, в последней четверти слабо утонченные и сравнительно сильно загнуты внутрь, на вершине тупые, с сильным зубцом по середине.

♀ (аллотип). Экземпляр в плохой сохранности. Генитальная пластинка в плохой сохранности. Яйцеклад короткий, сравнительно широкий, слабо загнут кверху; верхние створки с 7 большими, широкими, на конце заостренными зубцами, нижние — с 6 такими же зубцами.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	18,5	20,5
» переднеспинки	3,2	4
» надкрылий	4	2
» заднего бедра	15	15,5
» задней голени	15	15,3
» яйцеклада		5,3

Распространение: станция Ставропольская, у Краснодара, Кубань, 17.V.1907, 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип), 3 ♀♀ (паратипы) (Андерсон и Гуров); Васютинская у Краснодара, 1.VI.1930, 3 ♂♂ (В. Н. Кузнецов). Эти 3 ♂♂ отличаются от типичных черными боковыми полосками на переднеспинке и на брюшке, у одного экземпляра эти полоски едва заметны. Река Шебш, к югу от Краснодара 1907, 3 ♂♂ (Андерсон и Гуров); эти три экземпляра отличаются более широкими надкрыльями. Передо мной еще 10 экземпляров из южной части Кубанской области, которые все очень близко стоят к вышеописанному новому виду I. vulgaris и возможно даже идентичны с ним, но они отличаются несколько более длинными надкрыльями.

Все эти экземпляры плохой сохранности, так что не могут дать ясного представления об их окраске, а также о морфологических признаках отдельных частей тела.

12. Isophya schaposhnikovi sp. n.

♂ (тип) (рис. 13). Маленький вид. Окраска темнокоричневая, почти черная. Голова сверху темнокоричневая, со светлыми узкими продольными полосками по середине и черными полосками у глаз. Теменной отросток у основания сильно расширенный, к концу только слабо суженный, у вершины тупой, сверху с глубокой бороздой. Переднеспинка широкая, за основной бороздой приподнята, с широкими черными, не достигающими заднего края боковыми полосками; боковые лопасти широкие, с округлыми передним и задним краями и выемчатым нижним краем. Надкрылья широкие, желто-коричневые, жилкование темнокоричневое, задний край округлый. Задние бедра сравнительно короткие, грязноватожелтые, с черной пунктировкой и черными полосками. Задние голени коричневые.

Брюшко коричневое, по середине с широкой, светлокоричневой полоской. Генитальная пластинка большая, широкая, к концу слабо суженная; задний край глубоко выемчатый. Церки сравнительно маленькие, по всей длине почти одинаковой толщины, только в последней четверти слабо утонченные и сильно загнутые внутрь, на вершине тупые, у наружного края с черным заостренным зубцом.

♀ (аллотип). Окраска, как у ♂. Голова со слабо выраженными светлыми продольными полосками.

Переднеспинка прямая. Надкрылья с прямым задним краем. Генитальная пластинка широкая, задний край по середине округло выступает. Яйцеклад короткий, приподнят кверху, у основания расширен, верхние створки снабжены 7, нижние — 6 зубцами.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	15,6	17,5
» переднеспинки	3	4
» надкрылий	5,5	3,2
» заднего бедра	13,1	15
» задней голени	15	15,3
» яйцеклада		8,3

Распространение: Майкоп, 30.VI.1911, 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип), 14 ♂♂ 8 ♀♀ (паратипы).

Назван в честь естественника Кубанской области Х. Г. Шапошникова.

Все экземпляры в плохой сохранности, вероятно, долго хранились в спирту. Окраска по всей вероятности сильно пострадала и не может служить естественным признаком; отдельные части тела также частью вздутые, частью сложенные. Для более детального изучения этого вида необходим материал свежий и хорошо законсервированный.

13. Isophya stshelkanovzevi sp. n.

♂ (тип). (рис. 14). Средней величины. Окраска оливковая, с коричневым рисунком. Голова желтая, с коричневым рисунком. Теменной отросток у основания широкий, на конце постепенно суженный, вершина тупая, сверху со слабой бороздой.

Переднеспинка широкая, в задней части слабо приподнята, по середине с желтым рисунком; боковые лопасти с желтой каймой,

передний край угловатый, задний край скошен. Надкрылья оливковые, частью темнокоричневые. Задние бедра стройные, светлозеленые. Задние голени тонкие, красноватые, частью желтоватые.

Брюшко сверху желто-коричневое, снизу желтое, по середине с темной продольной полоской, по которой по середине тянется светлая линия, с обеих сторон с желтой продольной полоской, которая с наружной стороны ограничена черной полоской. Генитальная пластинка большая и широкая, только на конце незначительно сужена; задний край слабо выемчатый. Церки длинные, у основания толстые, до середины постепенно утончающиеся, за серединой тонкие, вершина тупая, у наружного края с сильным клювообразным черным зубцом.

♀ (аллотип). Окраска менее ярко выражена, чем у ♂. Переднеспинка широкая, почти прямая, с прилегающим задним краем. Генитальная пластинка широкая; задний край округлый. Яйцеклад у основания очень широкий, за серединой слабо приподнят кверху, верхние створки снабжены 7, нижние 8 зубцами.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	24,5	26,5
» переднеспинки	4	5
» надкрылий	5	2,9
» заднего бедра	16	16,5
» задней голени	18	18,5
» яйцеклада		8,5

Распространение: деревня Алексеевка, 12 км к С.-В. от Ленкорани (Азербайджан), 27.VI.1932,1 ♂ (тип), 1♀ (аллотип), 6 ♂♂, 10 ♀♀ (паратипы); Зувант, Талыш, Ленкоранский район, 9.VIII.1932, 1 ♀ (Знойко); Машан, Талыш, Ленкоранский район, 4.VI.1909, 1 ♂ (А. Кириченко); Алексеевка, Талыш, Ленкоранский район, 29.V.1936, 1 ♂; Нюдис-Галасу, восточный склон, 1 400, 12.VII.1936, у опушки леса с богатой травяной растительностью 1 ♀ (К. В. Арнольди).

Этот интересный новый вид близко стоит к *S. redtenbacheri Adel*, отличается большей величиной, церками ♂ и также яйцекладом.

14. Isophya armena sp. n.

♂ (тип) (рис. 15). Средней величины. Окраска темная. Голова желтая с темнокоричневой пунктировкой. Теменной отросток продолговатый, у основания слабо расширен, на вершине округлый, сверху с глубокой бороздой.

Переднеспинка сравнительно большая и широкая, у заднего края слабо расширенная, с узкими, желтыми полосками и темнокоричневой пунктировкой. Боковые лопасти с округлым передним и задним краями и прямым нижним краем. Надкрылья зеленые, с желтым костальным и анальным полями. Задние бедра стройные, с темными пятнами. Задние голени желтые.

Брюшко красно-коричневое. Генитальная пластинка узкая; задний край с глубокой, треугольной выемкой. Церки стройные, в основной половине немного утолщенные, в последней четверти слабо загнуты внутрь, к концу слабо утонченные; вершина тупая, у наружного края с большим, заостренным зубцом.

♀ (аллотип). Голова желтая, с темной пунктировкой. Переднеспинка прямая. Надкрылья зеленые. Генитальная пластинка треугольная. Яйцеклад у основания широкий, слабо приподнят кверху, верхние створки с 8, нижние с 7 острыми зубцами.

	♂ (тип) в мм	♀ (аллотип) в мм
Длина тела	18	19
» переднеспинки	4,8	4,8
» надкрылий	4,	2
» заднего бедра	15	16
» задней голени	16	16
» яйцеклада		7

Распространение: Ереван, Армения, 4.VI.1932, В. В. Попов 1 ♂ (тип), 1 ♀ (аллотип). 2 ♀♀ (паратипы).

NEW SPECIES OF THE GENERA POECILIMON FISCH. FR. AND ISOPHYA BR. W.

(SUBF. PHANEROPTERINAE FAM. TETTIGONIODEA—LONG-HORNED GRASSHOPPERS) OF THE FAUNA OF THE USSR

by E. F. Miram (Leningrad)

Zoological Instiute of the Academy of Sciences of the USSR

The rich material of the genera Poecilimon Fisch. Fr. and Isophya Br. W. in the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the USSR has been collected by our investgators as well as by the expeditions of the Academy of Sciences in the course of recent years. The Institute of Zoology has also received some valuable material of the same genera from Prof. W. F. Boldyrev (Moscow) and from Dr. B. P. Uvarov. Moreover the collections of the Zoological Museum of the Moscow University, of the Erevan Museum together with materials from the Kharkov and Kiev Universities have been placed at the disposal of the Zoological Institute.

In studying the above vast material it proved to be necessary for a better knowledge of species, belonging to that but slightly studied group of our fauna, to obtain with the purpose of comparison some representatives (types) from the western part of the Mediterranean region, which can be found among the collection of Brunner Wattenwyl (Vienna). According to the plan, established by the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR for «The study of the USSR fauna» all the materials of the above Institute concerning this group of long-horned Grasshoppers in the fauna of the USSR were studied. As a result of the work it was found that to our fauna fourteen species new in science (five species of the genus Poecilimon and nine species of the genus Isophya) may be added. Among the new species of the genus Poecilimon one is described from the Crimea, two from the Krasnodar district, three fromTranscaucasus and one from Armenia; as to the new species of the genus Isophya, one is described from the environs of Saratov, four from the Krasnodar district, three from Transcaucasus and one from Armenia.

The complete description of the fauna of Tettigoniodea Long-horned Grasshoppers, owing to the unsufficent knowledge of the group Orthoptera in general in our country, will probably require some years more and, therefore, the author thinks it wise, after a treatment of a more or less large group with closely allied species, to publish those new in science in their respective succession. New species, described below, may at the same time serve as a base to the fauna of Tettigonidea in the USSR with a view to include them in a systematical order into the general list of the Tettigonidea fauna of the USSR.

1. Poecilimon rammei sp. n.

♂ (type) (fig. 1). Body of middle size. Yellow brown with a black pattern. Head larger than in a closely related species P. tshorochensis Adel., with a median light stripe extending as for as the posterior margin of pronatum. Fastigium of vertex longer than its breadth, narrower than the first segment of antennae, slightly upturned, rounded at the tip, with a deep longitudinal furrow above.

Pronotum in protozona with a constriction and a median light spot bound by a large black stripe; metazona red brown, strongly broadened and lifted up toward posterior margin, the latter being slightly notched medially. Lateral lobes yellow with dark spots on the anterior part. Elytra a little shorter and less swollen than in P. tshorochensis, barely reaching the posterior margin of the 4th abdominal tergite. Legs yellow, all tibiae with black longitudinal stripes above.

Abdomen black, shining, with two narrow light longitudinal stripes above, being near by more lightly coloured and covered with black spots. Subgenital plate light yellow, narrow, tapering, hind margin but faintly notched. Cerci cylindrical as far as the middle, beyond it flattened distally and curved inward, with a wide black tooth.

♀ (allotype). Head and pronotum coloured as those of ♂. Pronotum in metazona, but slightly widened and a little lifted upward. Elytra scarcely noticeable. Abdomen two-coloured, 3 first segments yellow with black punctures, successive segments coloured as in ♂. Subgenital plate wide, with a sharp keel in the middle, posterior margin with a median small deep notch. Ovipositor broad, wider basally, with strong teeth on each side of tip, upper values with 11 teeth, lower with 12.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	21 mm	23 mm
» » pronotum	7 »	7.2 »
» » elytra	8 »	0.8 »
» » post. femus	16.9 mm	16 »
» » post. tibiae	18 »	18 »
» » ovipositor	—	8 »

Distribution: district Artwin, Batum, region, 28.V.1910, 3♂♂, 3 ♀♀ (Nesterov, leg.).

This new species by the structure of the body and geograhpical distribution closely approaches P. tshorochensis. Unfortunately there are no ecological data concerning it, which would lead to a better knowledge of those interesting species. P. tshorochensis Adel. was found in the district Artwin in alpine meadow, altitude about 3000 m.

2. Poecilimon variicercis sp. n.

♂ (type) (fig. 2). Body of middle size, slender. Colour yellow with black longitudinal stripes. Head rounded at the top, with a large black spot and a light narrow median stripe, surrounded on each side with black punctures. Fastigium of vertex large, blunt anteriorly, with a large not deep furrow. Pronotum all through its length of nearly equal width, with irregular black lateral stripes. Anterior margin straight, posterior broad notched and markedly lifted upward, hence the median portion of pronotum being shorter than lateral lobes; typical sulcus broad, black; beyond typ. sulcus with black pattern on each side. Lateral lobes light with black pattern, Elytra dark brown with black spots and coarse veins, a little shorter than the first tergite. All femora with black longitudinal stripes above, hind ones having in addition a black external longitudinal stripe.

Abdomen two-coloured above, all tergites basally and medially black, with a narrow yellow line along the black median stripe, the latter being surrounded on each side with large yellow spots lying adjacent to black stripes, then, nearer to its lower part. Abdomen with black spots, yellow below. Subgenital plate short with median and lateral keels and straight posterior margin. Cerci not widened distally, with 2—3 small teeth at the anterior margin and four-six similar teeth at the external one.

♀ (allotype). Colour the same as in ♂, but without black at abdominal tergite base. Pronotum faintly notched posteriorly and slightly bent upward. Subgenital plate broad, anterior margin with a median semi-rounded projection, ovipositor comparatively large, broad, light yellow, turned upward in its last third, upper and lower valves with large teeth at tip, rather far apart, upper valves with 8 teeth, lower with 12.

	♂ (type)		♀ (allotype)
Length of body	22 mm		25 mm
» » pronotum	4.5 »	(above me-	5.2 »
» » elytra	2 »	dially)	1 »
» » post. femur	16.9 »		16 »
» » post. tibiae	17 »		19.5 »
» » ovipositor			9.3 »

Body length of the paratypes ♂♂ 17—19, ♀♀ 19—22 mm. Distribution: Koban-Olor, district Oltinsk, Karsk region 6.VIII.1910, 1 ♂ (type), 1 ♀ (allotype), 1♂, 1♀ (paratypes); Olor, district Oltinsk, 7.VII.1910. 1 ♂ Panzhuret, district Oltinsk, 5.VII. 1910, 2 ♂♂ (W. W. Nesterev leg.).

This new species is close to P. rjabovi Uv. by the structure of its pronotum, but by its cerci, although the latter being but faintly serrate, it belongs to the group of species with dentate cerci.

3. Poecilimon oligacanthus sp. n.

♂ (type) (fig. 3). Body of middle size. Colour dark brown with black spots. Head small with black punctures and two black spots on occiput. Fastigium of vertex narrow, oblong, with a faint longitudinal furrow above.

Pronotum in prozona with a constriction, a black typical sulcus with small black punctures; metazona comparatively broad and slightly uplifted, with 2 wide red black shiny longitudinal stripes adjacent at posterior margin. Posterior margin straight; lateral lobes yellowish, shiny. Elytra yellow, hardly reaching the 2nd abdominal tergite. Posterior femora with relatively large, black punctures. Posterior tibiae yellowish, with black spines externally and the same spines with black punctures internally.

Abdomen brown yellow, tergites with a black spot medially. Subgenital plate narrow, posterior margin faintly notched. Cerci slender, without any distal broadening, black at tip, with a tooth at apex and 2 small teeth at the inner and outer margin, which are less developed on the left cercus.

♀ (allotype). Colour as in ♂, pronotum cylindrical with a black typical sulcus. Elytra covered. Subgenital plate comparatively long and wide, posterior margin rounded. Ovipositor relatively short, narrow, enlarged at the base, beyond the middle slightly curved upward, with teeth on either side, upper valves with 8 teeth, lower with 9.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	18 mm	19 mm
» » pronotum	5 »	5.5 »
» » elytra	5.8 »	—
» » post. femur	15	15 mm
» » post. tibiaa	15.5	16 »
» » ovipositor		6 »

Distribution: mount Tshungush, near Krasnaya Poljana, district Krasnodarsk, 15—XI.1926, 1 ♂ (type), I ♀ (allotype), 3 ♀♀ (paratype), (A. N. Bartenjev, leg.). This new species relates to the group with serrate cerci.

4. Poecilimon djakonovi sp. n.

♂ (typus) (fig. 4). Body of usual size. Colour brown yellow. Head rounded, with black punctures. Fastigium of vertex broad, strongly directed forward, flat above.

Pronotum relatively long with a deep black typical sulcus; metazona wide, strongly lifted up with two broad reddish longitudinal stripes, posterior margin faintly notched, anterior margin straight.

Lateral lobes light, depressed anteriorly, posterior margin rounded. Elytra yellow, broad, with coarse veination, extend beyond the apices of the first abdominal tergite. Posterior femora slender, yellow with black punctuation. Posterior tibiae comparatively short.

Abdomen yellow with undistinct dark spots. Subgenital plate large and broad, but weakly narrowing to posterior margin which is slightly notched. Cerci slender, getting, but faintly thinner distally, in their last third curving a little inward, not broadened toward apex, at the outer margin, except the apical tooth, with 4—5 smaller black teeth, some of which are only poorly developed, at the apex of the inner margin, rather far from the apical tooth of the outer margin, with a large black tooth.

♀ (allotype). Colour as in ♂; Pronotum but feebly uplifted. Elytra almost completely covered with pronotum. Hind femur and hind tibiae a little longer than in ♂. Subgenital plate wide, triangular at the posterior margin, with a small tubercle in the middle. Ovipositor relatively wide, upper and lower valves in their last quarter supplied with black short teeth, upper valves with 8 teeth, the lower with 10.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	16.5 mm	18 mm
» » pronotum	5 »	5.2 »
» » elytra	2 »	not visible
» » post. femur	13.8 »	15 mm
» » post. tibiae	14 »	15 »
» » ovipositor		7 »

Distribution: river Sophia 1900 m, affluent of the Big Selentshuk, district Krasnodar, VIII.1935, ♂ (type), ♀ (allotype), 3 ♂♂, 1 ♀ (paratypes); subalpine zone with high grass vegetation, rich in flowers. At the foot of mount Oshten, district Krasnodar, 2.IX.1937, 4♂♂, 2 ♀♀.

Collected by the zoologist of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR Dr. A. M. Djakonov and named in his honour. This new species is referred by the structure to the group with peculiary armed cerci. This group of species is characterised by its apical teeth set far apart from one another at the internal and external margin at the apex of cerci. The presence of this group in North Caucasus is shown for the first time, thus serving to extend largely the area of its distribution in the Caucasus.

5. P. boldyrevi sp. n.

♂ (type) (fig. 5). Middle sized. Colour yellow with reddish spots and punctures. Head comparatively broad, yellow with dark punctuation. Fastigium of vertex wide, with a broad furrow above, rounded at apex.

Pronotum rather large, much narrowed in prozona, enlarged and faintly lifted up in metazona, anterior margin straight, posterior nearly straight,

with two wide reddish brown longitudinal stripes in metazona. Lateral lobes relatively narrow, light yellow, posterior margin oblique. Elytra short, reaching the posterior margin of the first abdominal tergite, covered with pronotum almost as far as one half of their length, yellow, with dark median area, posterior margin rounded. Posterior femora comparatively stout in their first half, yellow with dark punctures. Posterior tibiae thin and long, yellowish.

Abdomen yellow, abdominal tergite from 3—5, dark brown at the base, with black punctures above, yellow below, the last abdominal tergite rather wide. Subgenital plate rather large and long, very broad basally, gradually narrowing toward posterior margin, the latter being faintly notched with triangular projecting lateral lobes. Cerci comparatively stout, of equal width through their whole length, weakly bent inward in the last quarter, slightly widened at tip, densely covered with light yellow bristles; at the outer margin supplied with 13—14 rather short, irregular teeth and a large apical tooth at the outer and inner margin, which are clearly seen when viewed from below.

♀ (allotype). Lighter coloured. Elytra do not project. Subgenital plate broad and comparatively long, with a small semi-circular protuberance medially at the posterior margin. Ovipositor rather long, a little broadened at the base, narrowed at apex, upper lobes with 7 rather small pointed teeth at tip and 4 tubercles along the surface; upper lobes with 9 teeth and 3 tubercles at inner margin; Cerci very broad at the base and tapering,

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	16.5 mm	19 mm
» » pronotum	5.8 »	4 »
» » elytra	3 »	not visible
» » post. femus	16 »	17.5 mm
» » post. tibiae	19.2 »	20 »
» » ovipositor		8.2 »

Distribution: southern shore of the Crimea, near Gaspra, in the park. ♂ (type), ♀ (allotype), 2 ♂♂ (paratype), VII.1933 (Prof. K. F. Boldyrev leg.).

This new species belongs to the group with large apical teeth at the outer and inner margin of cerci, to which refer the following species: P. djakonovi, P. geoktschaicus, P. bidens and P. bosphoricus.

6. Isophya boldyrevi sp. n.

♂ (type) (fig. 6). Of middle size, robust. Colour green with dark brown punctures. Head light yellow; fastigium of vertex broad, of equal breadth in all its length, slightly rounded at apex, with a wide furrow above.

Pronotum short, moderately raised caudally, with light lateral stripes; posterior margin with a faint notch; lateral lobes rather narrow, anterior and posterior margins rounded, lower margin slightly rounded. Elytra green; costal area with a light border. Hind femur slender, light green, external and internal keels with 2—6 small spines below, at the tip. Hind tibiae thin, light yellow. Abdomen greenish with black spots; posterior margin of abdominal tergite orange. Subgenital plate wide, with deeply notched posterior margin. Cerci comparatively stout, thinned in their last third and bent inward, blunt at apex, with a strong black tooth midway.

♀ (allotype) (fig. 7). Colour as in ♂. Pronotum straight, longer than in ♂, posterior margin straight. Elytra coloured like in ♂. Subgenital plate broad; posterior margin with a rather small deep rounded notch medially. Ovipositor long, green, raised upward posteriorly, narrowing

toward apex; upper valves supplied with 11 teeth, lower ones with 10 large and 3 small teeth.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	24.2 mm	26 mm
» » pronotum	4.2 »	5.8 »
» » elytra	4.5 »	2 »
» » post. femus	17 »	19 »
» » post. tibiae	16.8 »	18.9 »
» » ovipositor	—	12.5 »

Lenght of body of the paratypes ♂♂ 21—24, ♀♀ 23—26 mm.

Distribution: district Saratov, near the village B. Polivanovka, among grass, at the forest edge, VI.1915, 1 ♂ (type,), 1 ♀ (allotype), 4 ♂♂, 4 ♀♀ (paratypes) (professor W. F. Boldyrev ieg.). Paratypes vary strongly in colour. Named in honour of the well known biologist prof. W. F. Boldyrev who greatly contributed to the study of those long horned grasshoppers by his biological observations and collections. This new species is distinguished by a particular structure of subgenital plate of ♀. Among of the genus Isophya of the USSR, so difficult to determine by the female characters, it is the sole species which as exception is characterised mainly by ♀♀.

7. Isophya zernovi sp. n.

♂ (type) (fig. 8). Middle sized. Colour brown. Head rather small, yellow, thickly covered above with black punctures, with a light stripe midway and also near the eyes. Fastigium of vertex broad at the base, slightly narrowed distally, rounded at the apex, with a deep furrow above.

Pronotum wide, behind typical sulcus feebly raised upward, with a narrow yellow median line and a relatively wide yellow lateral stropes; posterior margin faintly turned up; anterior margin straight; lateral lobes with a rounded hind margin. Elytra dark brown, with a light costal and subcostal area. Posterior femora slender, yellow brown with dark brown punctures and spots of lighter colour. Posterior tibiae long, slender, dark brown.

Abdomen yellow, with black longitudinal stripes. Subgenital plate very broad basally, narrowed toward apex, posterior margin circularly notched. Cerci stout, basally very stout, in their last quarter strongly bend; apex inward blunt a wide apically pointed black spot at posterior margin.

♀ (allotype). Somewhat larger than ♂. Colour less pronounced than in ♂. Pronotum large through its whole length, posterior margin adjacent. Subgenital plate broad, posterior margin projects as a wide triangle. Ovipositor short, broad basally, bent upward in all its length. In other respects similar to ♂.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	22.2 mm	32.2 mm
» » pro otum	4.5 »	5 »
» » elytra	4.2 »	2 »
» » post. femora	19.2 »	19.4 »
» » post. tibiae	19.5 »	21 »
» » ovipositor	—	6.5 »

Distribution: Batum ♂ (type), ♀ (paratype), 20.V.1910; paratypes: Artwin, near Batum, 9.V.1910, 1 ♀; Gurzhany, near Batum, 26.V.1910, 3 ♂♂ 3 ♀♀; mountains Waragchan, district Artwin, 19.VII.1909, 1♂; village Opiza-Porta, district Artwin, 20.VII.1909, 2 ♂♂ (F. W. Nesterov leg.).

The paratypes from Gurzhany have no such beautiful colour on the surface of abdomen as the type, their pattern being more or less obliterated.

Named in honour of the S. A. Zernov, member of Academy, and Director of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR. This species as to its appearance resembles no others already known, but belongs to the group of species with short ovipositor, even very short as compared with the size of body. It is distinguished from other species by its robust body and beautiful velvety colour. ♂ is distinguished by stout cerci.

8. Isophya nigrosignata sp. n.

♂ (type) (fig. 9). Somewhat smaller than middle size. Colour red brown with black spots. Head unicoloured, yellow fastigium of vertex wide at the base, narrowed nearer the tip, rounded apically, with a faint furrow above.

Pronotum short, wide, upturned behind the typical sulcus, with blackish lateral stripes and a reddish broad stripe at posterior margin, the latter raised; lateral lobes wide, depressed anteriorly; anterior and posterior margins rounded. Elytra dark brown with coarse reddish veination; posterior margin rounded. Posterior femora yellow, with a black longitudinal stripe outside, inside with a black spot only ta the base. Posterior tibiae yellow.

Abdomen brown above, with indistinct spots: sternites connected with black membrana, subgenital plate strongly convex, broad narrowed distally, posterior margin faintly notched. Cerci comparatively stout, thinned distally, thin at tip, black, blunt at apex, with a large black tooth at outer margin. ♀ unknown.

	♂ (type)
Length of body	18.1 mm
» » pronotum	3.1 »
» » elytra	5.2 »
» » post. femur	14.9 »
» » post. tibiae	16 »

Distribution: Borzhom (Transcaucasia), VIII.1912, 1 ♂ (type). Collection of the University of Kharkov.

9. Isophya pylnovi sp. n.

♂ (type) (fig. 10). Somewhat smaller than middle size. Colour green, here and there light or yellow green. Head yellow, with black punctuation.

Pronotum slender, with black longitudinal stripes arched inward, lateral lobes wide, anterior margin rounded, posterior oblique. Elytra yellowish; subcostal area and vena radialis dark red. Posterior femora thin, light yellow with dark punctuation. Posterior tibiae very thin, red.

Abdomen green yellow above, with a broad longitudinal stripe medially and with reddish punctuation, farther toward margin with a black lingitudinal stripe, light green below.

Subgenital plate broad, narrowed at apex, posterior margin weakly notched. Cerci small, thin, gradually thinning toward apex, beyond middle bent inward, near apex at outer margin with a longitudinal black spot.

♀ (allotype). Head yellow with dark punctuation. Pronotum with faint longitudinal stripe medially. Elytra green yellow. Abdomen light yellow with dark punctuation. Subgenital plate wide, projecting triangularly near posterior margin. Ovipositor green, much raised upward, broad basally, upper valves with 6 teeth, lower valves with 4.

Distribution: 40 kms south of Tuapse, district Krasnodar, in the meadows near the sea, 26.V. 1917, 1 ♂ (type), 1 ♀ (allotype); near Tuapse, village Macopse, in the meadows near the sea, VI.1917, 3 ♂♂, 3 ♀♀ (paratype) (prof. W. F. Boldyrev leg.).

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	20 mm	22 mm
» » pronotum	3.1 »	4.1 »
» » elytra	3.1 »	2 »
» » post. femur	14.5 mm	14.5 mm
» » post. tibiae	14.5 »	14.5 »
» » ovipositor	—	6 »

In 1917 this species was identified by prof. Boldyrev as a new one, but as yet has not been described; it stands nearest to P. gracilis sp. n. from Krasnodar district.

10. Isophya gracilis sp. n.

♂ (type) (fig. 11). Middle sized, slender. Colour light green with dark green stripes and dots. Head yellow with black punctuation. Fastigium of vertex narrow, slightly flattened at base, circularly convex near apex.

Pronotum constricted medially, anterior and posterior margins straight, with a black typical sulcus, dark lateral stripes and dark transverse ones at anterior and posterior margins: lateral lobes rather wide, yellowish, anterior margin angular, posterior rounded. Elytra green yellow with dark costal field and dark red vena costalis. Posterior femora green with black punctiation and black lower keels. Posterior tibiae dark red above, light green below.

Abdomen both above and below light green, with a wide dark green longitudinal stripe medially, next on either side with narrow light and black punctures. Subgenital plate rather broad in its basal half and tapering; hind margin with a not deep wide notch. Cerci slender, in their last quarter thin and strongly bent inward, with a strong rather long pointed tooth at the apex of outer margin.

♀ (allotype). Light green with dark spots and dark stripes. Pronotum straight, coloured like in ♂. Elytra yellowish, with reddish indinstinct spots. Subgenilal plate broad, posterior margin projecting triangularly. Ovipositor short, yellowish, with black longitudinal stripes; upper valves supplied with 8, lower with 6 rather large sharp teeth.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	20 mm	21 mm
» » pronotum	4 »	5 »
» » elytra	6 »	3.2 »
» » post. femur	15.3 »	15.2 »
» » post. tibiae	17 »	17 »
» » ovipositor	—	6.5 »

Distribution: upper current of the river Kholodnaya, mountain-range Pschekish, subalpine zone, 1800—2000 m, district Krasnodar, 31.VII.1935 1 ♂ (type), 1 ♀ (paratype) (Teplova leg.). From Abadzescha to Spruce subalpine zone, district Krasnodar, IX.1937, 1 ♀ (allotype) and 3 ♂♂, 2 ♀♀ (paratypes). Caught by Dr. A. M. Dyakonov. This new species stands close to P. pylnovi sp. n.; ♂ is distinguished by his longer elytra and cerci; while ♀ by her subgenital plate and ovipositor.

11. Isophya vulgaris sp. n.

♂ (type) (fig. 12). Middle sized. Colour greenish. Head unicolourous or with dark punctuation. Fastigium of vertex equally broad through all its length, rounded at apex, with a deep furrow above. Pronotum almost square with reddish longitudinal stripes in metazona, slightly raised at posterior margin. Lateral lobes broad, anterior margin angular, posterior oblique, lower straight. Elytra green. Posterior femora slender, yellowish, outside more darkly coloured. Posterior tibiae thin, light yellow.

Abdomen yellowish, with dark spots. Subgenital plate broad basally, tapering, with a faint notch. Cerci rather thin, slightly thickened at base, in the last quarter feebly thinned and rather strongly bent upward, blunt at apex, with a strong tooth in the middle.

♀ (allotype). Specimen in a badly preserved state. Pronotum longer than in ♂. Subgenital plate badly preserved. Ovipositor short, comparatively broad, slightly turned upward; upper valves with 7 large, wide teeth pointed at the end; lower valves with 6 similar teeth.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	18.5 mm	20.5 mm
» » pronotum	3.2 »	4 »
» » elytra	4 »	2 »
» » post. femur	15 »	15.5 »
» » post. tibiae	15 »	15.3 »
» » ovipositor		5.3 »

Distribution: Station Stavropolskaya, near Krasnodar, district Kuban, 17.V.1907, 1 ♂ (type), 1 ♀ (allotype), 3 ♂♂ (paratype) (Anderson and Gurov leg.). Station Vasyutinskaya, near Krasnodar, 1.VI.1930, 3 ♂♂ (W. N. Kusnezov leg.). Those 3 ♂♂ are distinguished from typical ones by lateral stripes on the pronotum and abdomen, one specimen having those stripes hardly noticeable. The river Schebesch south of Krasnodar, 1907, 3 ♂♂ (Anderson and Gurov leg.). Those three specimens are distinguishable by their shorter elytra. The writer has 10 specimens more from the southern part of Kuban district, which are very close to the above described new species I. vulgaris and possibly indentical with it, but they differ by their somewhat longer elytra.

All those specimens are in bad condition and, therefore, cannot give a clear idea as to their colour as well as to morphological characters of various parts of the body.

12. Isophya shaposhnikovi sp. n.

♂ (type) (fig. 13). A small species. Colour dark brown almost black. Head dark brown above, with light narrow longitudinal stripes in the middle and black stripes near the eyes. Fastigium of vertex much widened at the base, slightly narrowed only toward end, blunt at apex, with a deep furrow above. Pronotum broad, raised beyond typical sulcus, with lateral lobes, not reaching posterior margin. Lateral lobes wide, with rounded anterior and posterior margins and notched lower one. Elytra broad, yellow brown, veination dark brown, posterior margin rounded. Posterior femora comparatively short, dirty yellow with black punctuation and black stripes. Posterior tibiae brown.

Abdomen brown, with broad light brown stripes medially. Subgenital plate large, broad slightly tapering: hind margin deeply notched. Cerci rather small of almost equal thickness all over their length, being faintly thinned in the last fourth and strongly bent inward, blunt at apex, with a black pointed tooth at outer margin.

♀ (allotype). Colour as in ♂. Head with feebly distinct light longitudinal stripes.

Pronotum straight. Elytra with straight posterior margin. Subgenital plate wide, hind margin with a circular projection in the middle. Ovipositor short, raised upward, widened basally, upper valves supplied with 7 teeth, lower with 6.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	15.6 mm	17.5 mm
» » pronotum	3 »	4 »
» » elytra	5.5 »	3.2 »
» » post. femur	13.1 »	15 »
» » post. tibiae	15 »	15.3 »
» » ovipositor	1 »	8.3 »

Distribution: Maikop, district Kuban, 30.VI.1911, 1 ♂ (type), 1 ♀ (allotype), 14 ♂♂=♀♀ (paratype).

Named in honour of the naturalist of the Kuban district Ch. G. Shaposhnikov.

All specimens are in bad preservation, being, probably, kept in alcohol for a long time. Colour has, probably, also greatly suffered and cannot, therefore, serve for description; separate parts of the body are partly swollen and partly contracted. For a more detailed study of this species fresh and well preserved material is necessary.

13. Isophya stshelkanovzevi sp. n.

♂ (type) (fig. 14). Middle sized. Colour olive with brown pattern. Head yellow with brown pattern. Fastigium of vertex broad at base, gradually tapering off, apex blunt, with a faint furrow above.

Pronotum wide, slightly uplifted in metazona, with a yellow border, anterior margin angular, posterior margin oblique. Elytra olive, partly dark brown. Posterior femora slender, light green. Posterior tibiae thin, reddish, partly yellowish.

Abdomen yellow-brown above, yellow below with a dark longitudinal medial stripe along the middle of which there runs a light line with a yellow longitudinal stripe on each side, the latter being bounded on the outer side by a black stripe. Subgenital plate large and broad, being slightly narrowed only at its end; posterior margin faintly notched. Cerci long, stout at base, gradually thinning as far as the middle, apex blunt, with a strong beakshaped black tooth on the outer margin.

♀ (allotype). Colour less pronounced than in ♂. Pronotum broad, almost straight with adjacent posterior margin. Subgenital plate wide; hind margin rounded. Ovipositor very broad basally, beyond the middly faintly raised upward; upper valves supplied with 7 teeth, lower with 8.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	24 5 mm	26.5 mm
» » pronotum	4 »	5 »
» » elytra	5 »	2.9 »
» » post. femur	16 »	16.5 »
» » post. tibiae	18 »	18.5 »
» » ovipositor	»	8.5 »

Distribution: village Alekseevka, 12 kms. SW of Lenkoran (Azerbeidzhan), 27.VI.1932, 1 ♂ (allotype), 6 ♂♂, 10 ♀♀ (paratypes); Zuwant Talysh, district Lenkoran, 4.VI.1909, 1 ♂ (A. N. Kiritschenko leg.), near Alekseevka, Talysh, district Lenkoran, 29.V.1936, 1 ♂ mount Njudis-Galasy, eastern slope, 1400 m, 12.VI. 1936, near the forest edge with rich grass vegetation 1 ♀ (K. W. Arnoldi leg.).

This interesting species is very close to I. redtenbacheri. Adel., being distinguishable by its large size, cerci of ♂, as well as by its ovipositor.

14. Isophya armena sp. n.

♂ (type) (fig. 15). Middle sized. Colour dark. Head yellow with dark brown punctuation. Fastigium of vertex oblong, slightly widened at base, rounded at apex, with a deep furrow above.

Pronotum rather large and broad, slightly broadened posteriorly, with narrow yellow stripes and dark brown punctuation. Lateral lobes with rounded anterior and posterior margin and a straight lower one. Elytra green, with yellow costal and anal areas. Posterior femora slender, with dark spots. Posterior tibiae yellow.

Abdomen red brown. Subgenital plate narrow; posterior margin with a deep triangular notch. Cerci slender, in their basal half slightly thicken-

ed, in the last quarter faintly turned inward, feebly thinned distally; apex blunt, with a large pointed tooth on the outer margin.

♀ (allotype). Head yellow with dark punctuation. Pronotum straight. Elytra green, subgenital plate triangular. Ovipositor broad at base, slightly uplifted, upper valves with 8 sharp teeth, lower valves with 7.

	♂ (type)	♀ (allotype)
Length of body	18 mm	19 mm
» » pronotum	4.8 »	4.8 »
» » elytra	4.8 »	2 »
» » post femur	15 »	16 »
» » post. tibiae	16 »	16 »
» » ovipositor	»	7 »

Distribution: Erewan, Armenia 4.VI.1932, 1 ♂ (type), 1 ♀ (allotype), 2 ♀♀ (paratypes) (W. W. Popov leg.).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 2

К МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПЛАНКТОНА

В. Г. Богоров

Из Всесоюзного института морского рыбного хозяйства и океанографии

В настоящей статье дается описание некоторых новых приспособлений, сконструированных мной для лабораторного исследования планктона.

I. ПОРЦИОННАЯ ПИПЕТКА

При количественных исследованиях планктона издавна употребляются различные способы, позволяющие взять для счетной обработки не всю пробу целиком, а определенную часть.

Метод взятия определенной части пробы планктона имеет два способа:

1. Либо это приборы, делящие всю пробу на ряд частей, таковы «разделители» норвежские с серией сливных карманов, куда оседает планктон после размешивания, или системы Б. И. Гарбера, где планктон делится крестовиной, опускаемой сверху.

2. Либо это приборы, «зачерпывающие» часть пробы планктона, размешанной в определенном объеме воды.

а) Простейшим способом этого рода является какая-либо мерочка (чашка), которой зачерпывают часть пробы из большого объема воды. Обычно этот способ применяют при обработке крупного планктона во время больших уловов крупными сетями и тралами.

б) Для мелкого и мельчайшего планктона обычно употребляются штемпель-пипетки Гензена (1895). Эти пипетки дают при хорошем размешивании довольно точные результаты, но делать штемпель-пипетки большими (более 5 см^3), чтобы они с успехом могли быть применены при обработке мезопланктона и особенно макропланктона, очень трудно.

Таким образом, штемпель-пипетка может с успехом применяться лишь при обработке мелкого массового планктона. Для более крупного планктона (мезопланктона и макропланктона) и при относительно небольшом количестве организмов в пробе работа со штемпель-пипеткой почти невозможна или очень трудна, или даже дает неправильные результаты (Богоров, 1927), поэтому обычно для обработки зоопланктона, особенно Copepoda, Cladocera и более крупного планктона, приходится прибегать к «разделителям», предварительно отстаивая размешанные пробы в специальных приборах.

Совершенно очевидно, что в ряде работ как в лаборатории, так и в экспедиционных условиях требуется работать с «зачерпывающими» способами. Отсутствие удовлетворительного прибора для зоопланктона побудило меня сконструировать специальную «порционную пипетку».

Основой этого прибора является мерочка, у которой опускается дно. Благодаря этому принципу весь прибор является портативным, делается из одного материала и имеет ряд преимуществ.

Следующее техническое описание (рис. 1) наглядно иллюстрирует предлагаемый мной прибор.

«Порционная пипетка» состоит из двух частей.

А. Из неподвижного прута (1) с головкой вверху (2) и с круглым диском внизу (3) и (6) из двигающейся по пруту трубки (4) с мерным цилиндром-«мерочкой» (5) внизу. Мерочка может иметь различную форму, как, например, показано на чертеже.

Взятие порции планктона происходит таким образом: опустив в жидкость пипетку с поднятой двигающей частью, размешивают ею жидкость, а затем опускают ее. Падающий вниз мерный цилиндр своим весом и формой плотно прижимается к нижнему диску неподвижного прута, который является донцом мерочки.

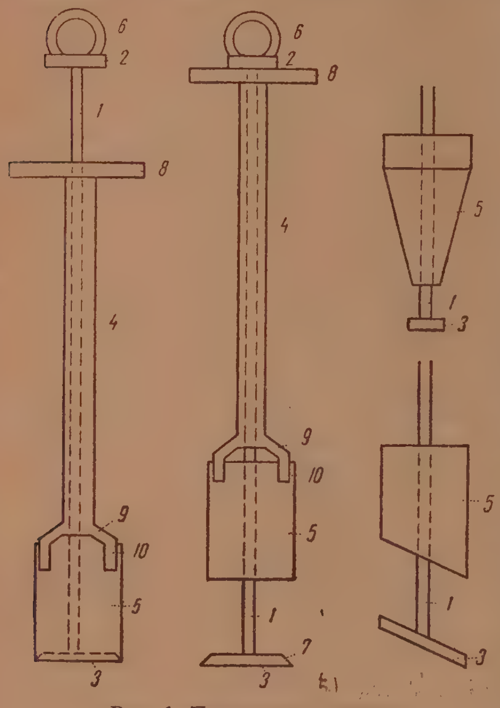


Рис. 1. Порционная пипетка

Мелкие детали. 1. Головка неподвижного прута должна иметь кольцо (6), чтобы в него проходил палец, что позволяет работу производить одной рукой. 2. Нижний диск (3), являющийся донцом мерного цилиндра, должен иметь скос (7) по внешнему краю, чтобы мерный цилиндр плотнее прижимался к диску и не просачивалась жидкость.

Б. 1. Двигающаяся по неподвижному пруту трубка (4) должна иметь наверху два расширения или планочки (6), чтобы было легко двумя пальцами поднять двигающуюся часть. 2. Мерочка прикрепляется к движущейся трубке при помощи крестовины (9) с тремя лапками (10). Нижний край мерного цилиндра имеет по внутреннему краю скос, чтобы плотнее прижиматься к скосу днища-диска.

Порционная пипетка является очень портативным прибором, изготовляемым из однородного материала, все детали пипетки очень просты, кроме того, легко осуществить тарировку мерного цилиндра снаружи путем уменьшения высоты самого цилиндра. Так как цилиндр сверху открыт, то пузырьки воздуха внутрь порции попасть не могут и порция жидкости берется сразу. Простота конструкции позволяет делать порционную пипетку практически любой величины для взятия любых объемов. Изображенная на рисунке порционная пипетка в 10 см³ меньше размером и менее громоздка, чем штемпель-пипетка Гензена в 5 см³. При дальнейшем увеличении объема порции будет увеличиваться только размер мерочки. Можно указать еще на то, что предлагаемая мной порционная пипетка в три раза дешевле, чем штемпель-пипетка, что имеет, понятно, большое значение. Быстрота работы порционной пипетки также происходит скорее и взятие пробы делается одной рукой.

II. МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ПРЕПАРАТЫ НА ПЛЕНКЕ

Распространенный способ употребления для микроскопических препаратов предметных стекол представляет собой при большом

количестве препаратов громоздкую и тяжелую коллекцию, легко бьющуюся при передвижении, требующую специальных ящиков и папок для хранения и т. п. В силу этого коллекцию на предметных стеклах не всегда можно взять в экспедицию, снабдить ею студентов, едущих на практику, трудно демонстрировать на лекциях, кроме того, они дороги и т. п.

Мне кажется своевременным и целесообразным употреблять в качестве основы для микроскопических препаратов обычную кинопленку или фотопленку, смыв предварительно с нее эмульсию. Кроме того, такая прозрачная пленка может служить и вместо покровного стекла, заменяя его там, где это позволяет микроскопическая техника (например, препараты для небольших увеличений, препараты планктона и т. п.)

Препараты на пленке приготовляются следующим образом (рис. 2).

а) Для препаратов целых организмов (например, планктон и т. п.) на обычную кинопленку наклеиваются вырезанные из пленки рамки (1) (чтобы организмы не раздавливались от покровного стекла). В образовавшуюся ванночку помещают организм, служащий для препарата. Ванночка заполняется консервирующим раствором и покрывается сверху покровным стеклом, прозрачной кинопленкой, слюдой или другими покрытиями (2). Для наклейки ванночки употребляется грушевая эссенция, могущая просто и хорошо приклеить также и покровную пленку. Для других целей можно употреблять канадский бальзам, целлюлоид и другие вещества.

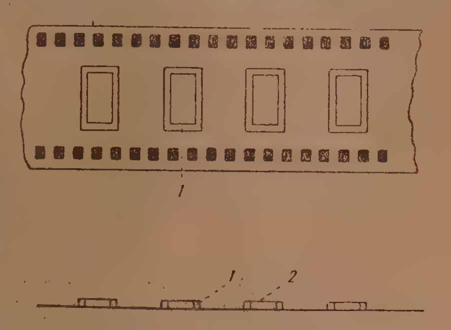


Рис. 2. Микроскопические препараты на пленке

б) Микроскопические тонкие препараты (срезы и т. п.) наклеиваются просто на пленку в любой среде и покрываются покровным стеклом, пленкой и т. д.

Предлагаемый мной способ выгодно отличается своей портативностью, легкостью и дешевизной. В самом деле, наклеенная на кинопленке серия микроскопических препаратов занимает ничтожно малое место, даже если коллекция велика. Коллекция на пленке не бьется и почти не требует специальной упаковки и т. п.

Таким образом, предлагаемый способ изготовления препаратов очень портативен. Кроме того:

1. Коллекцию легко можно взять с собой в дальнюю экспедицию, где она может служить в качестве справочного материала, легко переслать по почте, а небольшие серии препаратов даже в почтовом письме. Ею легко снабдить студентов, едущих на практику, и т. п.

2. Особое удобство такая коллекция может иметь при демонстрации ее на публичных лекциях для преподавания в университете, средней школе и др. Во время чтения лекции ленту с препаратами последовательно передвигают перед проекционным фонарем или в проекционной системе с микроскопом и на экране слушатели видят не фотографии с организмов, как на обычных теперь демонстрируемых диапозитивах, а самих объектов. Существующие приспособления для демонстрации микроскопических препаратов на стекле являются очень громоздкими и заставляют производить частую смену предметных стекол, что даже при опытном лаборанте обычно задерживает иллюстрацию лекций.

Более того, серию препаратов на пленке можно показывать ме-

ханически без лаборанта, так как пленку с коллекцией можно наматывать на двигающийся валик.

3. Если характер лекции или занятий требует частой смены различных комбинаций препаратов, то препараты приготовляются на отдельных небольших кусочках пленки, которые затем перед лекцией подбираются в нужном порядке для данной лекции и прикрепляются к ленте для показа. Прикрепление легко можно осуществить, наложив отдельные препараты на кинопленку, и пропустить для скрепления тонкую веревочку и прорезы кинопленки.

4. Изготовление препарата на пленке и покрытие их также пленкой делают площадь препарата для микроскопического среза практически почти неограниченной.

III. ПРЕПАРИРОВАЛЬНАЯ ИГЛА-НАКОНЕЧНИК

В лабораторной практике часто нужна бывает одновременная работа препарировальной иглы и карандаша. Результаты работ иглы нужно тут же записать. Это особенно необходимо при обработке планктона, материала по питанию, организмов микробентоса и других работ.

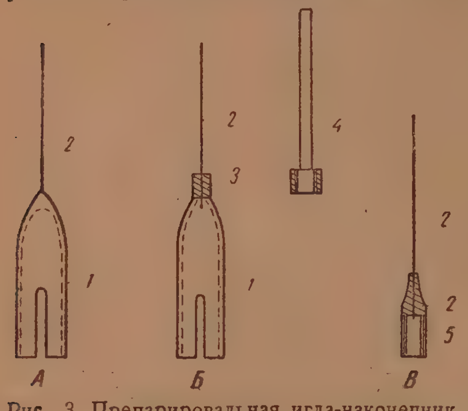


Рис. 3. Препарировальная игла-наконечник (3 варианта)

Обычно в таких случаях, повернув материал иглой, ее кладут; затем берут карандаш и записывают результат. Чтобы избежать этой беспрерывной смены иглы на карандаш и обратно, можно сделать особые наконечники с иглами, которые и надевать на карандаш, таким образом, игла и карандаш представляют одно целое.

Практическая работа с такими иглами-наконечниками показала их преимущество.

Мной употребляются три варианта игл-наконечников (рис. 3).

Тип А

Обычный карандашный наконечник (1), к верхнему концу которого припаивается игла (2). Наконечники употребляются двух сортов: для обычного карандаша и для тонких карандашей.

Тип Б

К верхнему концу карандашного наконечника (1) наваривается головка (3) с просветом внутри и нарезкой снаружи. В просвет продевается и сильно затягивается игла (2) любой величины и толщины, так как иглы обычно имеют постепенно утолщающуюся форму. На внешнюю нарезку навинчивается футляр (4), предохраняющий иглу от порчи и дающий возможность безопасно носить ее даже в кармане. Преимущество этого типа заключается в возможности смены иглы.

Тип В

Так же съемная игла, как и тип Б, но отличается тем, что вместо обычного наконечника, просто надевающегося на карандаш, игла этого типа навинчивается на тонкий карандаш, для чего внутри на-

конечника имеется нарезка (5). Такое устройство связывает наконечник и карандаш в одно целое, что при некоторых работах необходимо.

IV. СЧЕТНЫЕ ЛЕНТЫ

Обычно при счете планктона употребляют коробочки, куда бросаются горошины по числу встречи данных объектов. Такой способ достаточно широко распространен и рекомендуем рядом руководств по обработке планктона (как, например, Рылов, 1926).

Этот способ весьма кропотливый и грешит рядом возможных неточностей.

В самом деле, нелегко и долго (иногда более часу) пересчитывать несколько сот горошин, кроме того, при счете после длительной работы и утомления легко можно сделать ошибки.

Употребление же механических счетчиков по типу пищущей машинки не распространено, так как они очень дороги.



Рис. 4. Счетные ленты

Для механизации счета возможно с успехом применить обычные сантиметровые ленты, употребляемые портными, или даже сделать специальные. Для счета ленты продеваются в специальные прорезы (рис. 4) в обычном картоне и по мере попадания данного организма передвигаются на одно деление. Затем после обработки списывается прямо итоговая цифра. Эти ленты можно надеть на катушки.

Такой способ является очень портативным, дешевым и его можно применить в любых условиях. После непродолжительной работы с таким счетчиком рука приобретает навык и безошибочно передвигает ленту на одно деление.

Практически на картоне достаточно иметь десяток лент, так как в пробе планктона или желудка рыбы редко встречаются более десяти массовых форм. Единичные формы лучше просто отмечать палочками в протокольной карточке. Картонку с лентами лучше прикалывать прямо к столу с левой стороны. Кроме выгоды при работе с такими счетчиками в смысле времени и точности, употребление их освобождает стол исследователя от коробочек, занимающих много места.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Г. Богоров, К методике обработки планктона, Русский гидробиологический журнал, т. VI, № 8—10, 1927.—2. V. Hensen, Methodik d. Untersuch. bei der Plancton Exped., Ergebnisse d. Plankton-Expedition, 1895.—3. В. М. Рылов, Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона, Саратов, 1926.

ON THE METHODS OF PLANKTON INVESTIGATIONS

by B. G. Bogorov

All-Union Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow

Summary

In the present work a description is given of some new instruments devised by the author for laboratory investigations of the plankton.

1. THE PORTION-PIPETTE

For a long time, in carrying out quantitive plankton investigations, there have been used diverse methods which allowed to employ for a quantitative treatment not the whole sample, but its definite part only.

For microplankton Hensen's Stempel pipettes (1895) are usually employed, which in case of a careful stirring can give rather accurate results. However, it is very difficult to use stempel pipettes of a large size (over 5 c. c.) for a successful treatment of the mesoplankton and, particularly, for that of the macroplankton, because of a relatively small number of organisms in a sample the work with a stempel pipette is either impossible, or very troublesome, or giving incorrect results. The principal part of the writer's instrument consists of a small measuring receptacle whose bottom can be lowered. Due to this principle the whole instrument becomes portable, is all made of the same material and, practically, may be of any size for measuring various volumes of liquid. The following technical description and a drawing (Fig. 1) serve to illustrate the instrument offered.

The portion-pipette consists of two parts: (A) Of a stationary rod (1) with a head above (2) and a round disk below (3); (6) of a tube moving up and down the rod (4) with a measuring cylinder of the receptacle (5) below. The receptacle may be of various form, as shown in the scheme. The taking of plankton sample is done in the following way: having dipped the pipette with the movable part drawn up, the liquid is stirred with it, after which the movable part is let down. The measuring cylinder due to its weight and form gets closely pressed on falling down against the lower disk of the stationary rod, which serves as a bottom to the receptacle.

Minor details: (A) 1) The head of the stationary rod must have: a ring (6) to let the finger pass through it, which makes it possible to perform the work with one hand; 2) the lower disk (3) which forms the bottom of the measuring cylinder must have a bevel (7) along lst outer margin to make the measuring cylinder press more closely against the disk and to avoid the penetration of the liquid.

(B) 1) The tube, moving up and down the rod (4), must have two widenings of ledges to make it easy to lift up the movable part with two fingers.

2) The measuring receptacle is attached to the moving tube by means of crossed bars (9) with three «dove tails» (10). The lower margin of the measuring cylinder has a bevel along its inner edge to get more closely pressed against the bevel of the bottom formed by the disk.

II. MICROSCOPIC PREPARATIONS MADE ON A FILM

The prevailing method of using glass slides for microscopic preparations involves in case of a large number of preparations a cumbrous heavy collections, easily broken when moved.

The author thinks it rational to use, as a base for microscopic preparations, an ordinary kino- or photofilm, having previously washed

off the emulsion. Moreover, such a transparent film may serve as a cover-glass replacing the latter, when the microscopic technique allows it to be done (e. g., in preparations for small magnification, plankton preparations and so like).

Film preparations are made in the following way:

I. When mounting whole organisms (e. g., plankton and so like) frames, cut out of a film, are glued on an ordinary kinofilm (to preserve organisms from being crushed against the cover-glass). The organism serving for a preparation is placed into a small cavity formed thereby. This cavity is filled up with some preserving solution and covered from above either by a cover-glass, or a transparent kino-film, or some other coverings. Pear essence is used for gluing the film frames, this essence being able to glue simply and solidy the cover-film too. For other purposes it is possible to employ Canadian balsam, celluloid and other substances.

II. Thin microscopic preparations (sections and so like) are glued directly on the film in any medium and covered with a cover-glass, a film and so on.

The advantages of the above method are as follows:

I. The collection is not fragile and, therefore, may be safely taken in a long expedition. It may be also easily sent by post.

2. Such a collection is of the greatest convenience, when being demonstrated. During a lecture the film with preparations can be successively moved (either by hand or mechanically) before a projection lantern or a projection microscope.

III. NEEDLE ON A PENCIL

In laboratory works it is often necessary to use simultaneously a preparation needle and a pencil. This becomes especially needful for the treatment of the plankton, of material of the organism nutrition, of microbenthos, etc., when one has to use repeatedly either the needle or the pencil. A combination of the needle and pencil, offered by the author, eliminates an unnecessary waste of time. The work with such tip-needles has shown their great advantages.

The author offers three different types of needles on a pencil:

Type-A. A needle (2) is soldered to the upper end of a pencil-tip (1). Two kinds of tips are used: for an ordinary pencil and for a thin one.

Type-B. To the upper end of a pencil tip (1) a head (3) with a hole inside and a thread outside it is welded. Needles of any size, for they usually have a gradually thickening form, may be passed through the hole. A case (4), preserving the needle from being spoiled, is screwed on the outside thread, which allows one to carry the needle safely even in one's pocket. The advantage of such a type of needle consists in the possibility of easily replacing one needle by another in case of it being broken or when it is necessary to work either with a thinner or a stouter needle.

Type-C. This is also a type of the changeable needle, but contrary to the tips described above, that are simply put on a pencil, the needle of this type is screwed on a thin pencil, for which purpose there is a thread made inside the tip.

IV. COUNTING TAPES

In counting the plankton it is customary to use boxes into which peas are dropped according to the number of definite objects met with. Such a method is rather widely applied and recommended by many

hand-books on plankton investigation, but being very painstaking it does not yield at the same time quite reliable results.

Ordinary tapes with centimetre divisions, in use among tailors or specially prepared, may be successfully employed for the mechanization of counts. In making the latter, the tape is passed through slots (Fig. 4) cut in a piece of cardboard, or wound on a bobbin. Each time as a given organism occurs the counting tape is pulled on for one division. Finally the total sum is recorded.

Practically it would be quite enough to have ten counting tapes, for the number of mass forms rarely exceeds ten. Species represented by few individuals are to be recorded best of all by making marks on the paper.

РЕЦЕНЗИИ

Вісник Дніпропетровської Гідробіологічної Станції під редакциею проф. Свіренка Д. О., т. II. Дніпропетровськ, 1937.

В конце 1937 г. вышел в свет давно ожидавшийся советскими гидробиологами сборник работ, посвященный изучению Днепра до и после сооружения Днепровской гидроэлектрической станции им. В. И. Ленина.

Исследования, о которых рассказывают 13 помещенных в сборнике статей, велись коллективом Днепропетровской гидробиологической станции под руководством ее директора—проф. Д. О. Свиренко—с 1927 по 1935 г. Задачи исследования,—как пишет в своей вводной статье Д. О. Свиренко,—сводились: 1) к изучению порожистой части Днепра в доднепростроевском состоянии, 2) к изучению ее в процессе изменений, вызванных самим процессом подъема в ней воды, 3) к изучению порожистой части в затопленном состоянии и 4) к изучению Днепра выше порогов для сравнения с порожистой частью. Коренное изменение гидрологического режима Днепра, вызванное сооружением грандиозной плотины Днепрогэса, вызвало и перестройку всей гидробиологической картины в районе затопления и подтопления. До подпора вод плотиной в Днепре наблюдалась вертикальная гомотермия, в водохранилище же появились признаки озерного распределения температур с разницей поверхностной и придонной температур, доходящей до 7,8° (в августе 1935 г.). Произошли изменения и в химическом составе воды (статья С. А. Гусинской).

Высшая водная растительность, укоренявшаяся в Днепре только в местах, защищенных от течения, в водохранилище всюду подошла к берегам, причем заселение береговой полосы происходит весьма быстро (статья Д. О. Свиренко). Наиболее интенсивно осваивают новые места Butomus umbellatus, Phragmites communis, Potamogeton porfoliatus, Pot. pectinatus, Ceratophyllum demersum и Polygonum amphibium.

Значительные изменения произошли в составе планктона (статьи Д. О. Свиренко, Г. Б. Мельникова, С. И. Рожко-Рожкевич). В связи с падением скоростей течения из планктона исчезли непланктические формы и детрит, столь характерные для рек, возросло разнообразие протококковых водорослей, стали проявляться интенсивные вспышки вегетации водорослей в отдельных пунктах водохранилища (в 1933 г.— вспышки «цветения» Volvocales и Euglenaceae, в 1934 г.— Cyanophycea и Bacillariales). Количество планктона в верхней части водохранилища заметно большее, чем в нижней. В зоологической части планктона доминирующее положение заняли веслоногие и ветвистоусые рачки, оттеснив господствовавших в речном зоопланктоне коловраток. Руководящими формами зоопланктона водохранилища являются Eurytemora velox, Diaptomus graciloides, Cyclops vernalis, Mesocyclops oithonoides, Daphnia cucullata f. berolinensis и f. kahlbergensis, Bosmina longirostris m. cornuta, Bosmina coregoni subsp. kessleri, Leptodora kindtii, veliger Dreissenae polymorphae. Большие перемены наблюдаются среди бентоса. Фитобентос (статьи М. А. Гордиенко и В. А. Цимбалюк) порогов исчез, выпали реофильные водоросли Thorea и Lemanea. На вновь залитых пространствах фитобентос формируется при крупной роли диатомей. В некоторых заливах водохранилища у Днепропетровска появились колонии Nostoc pruniforme, в этом районе отсутствовавшие.

Зообентос (статьи А. И. Берестова и П. А. Журавля) претерпевает изменения как в качественном, так и в количественном развитии. Уменьшились в количестве моллюски Theodoxus fluviatilis, Lithoglyphus naticoides, рачки Corophium curvispinum и др. Зато в громадном количестве развилась Dreissena polymorpha, а Mysidae, ранее доходившие только до порогов, проникли далеко вверх по водохранилищу. Личинки хирономид изменили свой видовой состав, но количество форм не уменьшилось. Они нашли во вновь залитых территориях для себя весьма подходящие условия. Общая биомасса водохранилища по сравнению с таковой реки возросла почти в 40 раз.

Среди рыб (статья И. И. Короткого) днепровских порогов до постройки плотины видное место занимали реофилы Barbus barbus borysthenicus, Chondrostoma nasus nasus borysthenicus, Aspius aspius, Leuciscus cephalus, Lota lota, Alburnoides bipunotatus rossi us, а также проходные виды — Acipenser güldenstädti, Caspiolosa pontica. В водохранилище реофилы исчезли, а проходным и полупроходным рыбам путь к порогам перегорожен. Формы рыбного лова изменились и далеко еще не освоены рыбаками.

Таковы фактические материалы, содержащиеся в 160 страницах статей, напечатанных в Віснику.

Эти материалы представляют несомненный и крупный интерес как по длительности наблюдений, легших в основу статей, так и по совершенно исключительному научному значению самого объекта исследования.

Все же надо прямо сказать, что от Днепропетровской гидробиологической станции, столь удачно расположенной в непосредственной близости от Днепростроя, мы вправе были ожидать большего.

Во-первых, вызывает возражение организационная сторона исследования. Исследование велось преимущественно экспедиционным путем, круглогодичные наблюдения были налажены только в одном (и, пожалуй, наименее интересном) пункте — у Днепропетровска. Было бы крайне желательным иметь постоянно работающий пункт в районе наибольших глубин водохранилища. В связи с этим (а также, очевидно, и в связи с неудовлетворительным состоянием инструментария станции) в опубликованных материалах мы не видим ни одной серии круглогодичных наблюдений по вертикальному распределению температур и химических ингредиентов. Отсутствие серий химических наблюдений приводит автора-химика к необходимости производить сравнения несравнимых величин, относящихся к разным месяцам разных годов. Это имеет своим следствием ошибочный (или во всяком случае недоказанный) вывод о повышении жесткости воды после сооружения плотины.

Во-вторых, программа предпринятых работ не отличается продуманностью и полнотой. В ней совершенно не предусмотрены такие проблемы, как круговорот веществ в реке и водохранилище, нет указаний на пищевые связи (цепи) организмов, недостаточно отражены вопросы заиления. В связи с этим мы не находим в реферируемых статьях ни объяснения подмеченной Д. О. Свиренко бедности планктона в нижней части водохранилища, ни обоснований для реконструкции рыбного хозяйства. Вместо этого же встречаем совершенно неправдоподобное объяснение происхождения ила в водохранилище автохтонным путем. Ил этот для водохранилища в подавляющей части аллоктонного происхождения.

На наши критические замечания можно было бы возразить, что Днепропетровская станция не имеет кадров для более всестороннего охвата изучаемой проблемы. Это едва ли будет соответствовать истинному положению вещей. Все указанные мной вопросы можно было бы решить тем же штатом, только при несколько иной расстановке сил. Совершенно непонятно дублирование сотрудников на одной и той же теме (например, зоопланктон почему-то исследуется двумя сотрудниками, искусственно делящими между собой материал, тоже микрофитобентос). Одного из таких дублеров можно было бы переключить на работу по пищевым цепям, другого — на изучение донных отложений.

В заключение необходимо указать на обилие опечаток в книге. Опечатки бросаются в глаза всюду — не только в тексте, но и в заголовках статей, и в резюме, и в списках литературы. Цитаты иногда даны в совершенно искаженном виде. Так, на стр. 147 читаем: «Н. Н. Липина. Личинки Chironomidae из бассейна р. Оки. Москва Раб. «Омск. Биолог. Ст. 1928». В самом же деле здесь следовало бы напечатать: Н. Н. Липина. Личинки хирономид из бассейна р. Оки. Раб. Окской биолог. ст. в Муроме. IV. 1926.

В. Жадин

А. Я. Таранец. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод. Известия Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии, т. II, Владивосток, 1937. Стр. 200 + 1 карта.

Книга А. Я. Таранца «Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод» является весьма ценным вкладом в нашу ихтиологическую литературу. Богатейшая фауна рыб советского Дальнего Востока до последних лет оставалась очень слабо изученной, лишь исследования, проводившиеся последнее время Государственным гидрологическим институтом, Академией наук и Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства и океанографии, в которых А. Я. Таранец принимал самое деятельное участие, дали возможность составить сколько-либо полный список видов рыб наших дальневосточных вод. Насколько было слабо наше знание дальневосточной ихтиофауны, указывает хотя бы то, что с 1930 по 1937 г. из вод советского Дальнего Востока было описано более 90 новых видов и подвидов рыб. Это замечание делает также понятным, что вышедший в 1930 г. определитель рыб советского Дальнего Востока, составленный проф. В. К. Солдатовым и Г. У. Линдбергом, сейчас уже настолько устарел, что им очень трудно пользоваться для определения, поэтому выход в свет нового определителя рыб Дальнего Востока, составленного с учетом всей новейшей литературы, является весьма своевременным.

Так как данный определитель предназначен не только для систематиков-ихтиологов, но главным образом и для практических работников рыбного хозяйства, в нем в вводной части значительное место уделено описанию техники определения и объяснению отдельных терминов, употребляемых в таблицах. Эти объяснения снабжены большим количеством рисунков. Затем приведены списки родов и видов, описанных после выхода упомянутого «Определителя» Солдатова и Линдберга.

Определительные таблицы даны для классов и подклассов, семейств, родов и видов. Расположение семейств примерно то же, что у Jordan and Evermann в «Fishes of North and Middle America» Для многих видов даны рисунки. Плохая изученность ряда групп (Raja, Liparis и др.) не позволила автору дать для этих групп определительные таблицы, что, естественно, является минусом работы. Некоторые таблицы недоработаны. Так, в некоторых местах автор в качестве тезиса дает распространение

формы (см., например, Rhinogobius, стр. 149). Не совсем удачны некоторые части определительных таблиц камбал, где автор для различия пользуется только признаками окраски (стр. 145). Некоторые таблицы слишком громоздки (например, таблица видов рода Myoxocephalus). Для акул автор, ссылаясь на недостаток материалов, не дает сведений о распространении. Дать эти сведения, хотя бы в общих чертах, нужно было бы. В список использованной литературы включены лишь те названия, которые не вошли в основные сводки по дальневосточной ихтиофауне. Имеются и некоторые пропуски: так, не упомянута весьма ценная работа Fowler, A Synopsis of the Fisches of China, выходящая отдельными выпусками в «Hong Kong Naturalist» (вышло более 10 выпусков), где даны определительные таблицы, описания отдельных видов, их распространение и синонимы. На мелких неточностях и опечатках мы останавливаться не будем. Несомненно, что, несмотря на некоторые погрешности, разбираемая книга представляет весьма большой интерес и должна сыграть большую роль в деле изучения наших дальневосточных морей. Приходится только пожалеть, что книга издана на весьма посредственной бумаге, вследствие чего некоторые рисунки получились очень плохо.

Г. Никольский

Ответственная редакция С. А. Зернов, Л. Б. Левинсон

Сдано в производство 20.II.1938
Подписано к печати 11.V.1938

Техн. редактор Е. Матвеева
Выпускающий М. В. Аксенфельд

Зак. 199. Биомедгиз 137. Формат 72×105$^1/_{16}$. Тираж 2 300
Главлит Б-42639 12$^1/_8$ печ. л. 18,2 авт. л. В 1 печ. л. 62 000 зн.

15-я типография ОГИЗ треста «Полиграфкнига». Москва, М. Дмитровка, 18

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENS